

DOI:10.11686/cyxb2024523

http://cyxb.magtech.com.cn

贺聪, 马永才, 字洪标. 不同围封年限对高寒草地植物群落的影响. 草业学报, 2025, 34(11): 17-30.

HE Cong, MA Yong-cai, ZI Hong-biao. Effects of the duration of grazing exclusion on plant communities in alpine grassland. Acta Prataculturae Sinica, 2025, 34(11): 17-30.

不同围封年限对高寒草地植物群落的影响

贺聪¹, 马永才², 字洪标^{1*}

(1. 兰州大学草种创新与草地农业生态系统全国重点实验室, 兰州大学草地农业科技学院, 甘肃 兰州 730020; 2. 甘南州畜牧综合实验场, 甘肃 甘南 747000)

摘要:大型食草动物强烈影响着各种生境下的植物群落和生态系统过程。利用围栏模拟大型食草动物丧失的情形, 采用“空间代替时间”的方法研究了青海海北不同围封年限(0、3、5、8、10年)下的高寒草地植物群落结构、地上净初级生产力、多样性以及生产力-多样性关系。研究表明:1)围封显著改变了高寒草地的植物群落结构。随着围封年限的增加, 禾草在群落中的占比越来越大, 而其他功能群(豆科、莎草、杂类草)在群落中的占比逐渐降低, 并且群落内部的异质性逐渐增大。2)植物群落的地上净初级生产力随围封年限的增加呈先下降后上升的趋势, 而枯落物质量呈与之相反的趋势。此外, 围封整体上降低了植物群落的物种多样性、功能多样性与系统发育多样性。3)地上净初级生产力与Pielou均匀度指数、Simpson优势度指数、Rao二次熵指数和平均最近类群距离之间具有显著负相关性, 而与其他多样性指数无显著相关性。由此可见, 大型食草动物丧失将对草地生态系统产生严重影响, 尤其对健康状态良好的草地来说。因此, 围栏等禁牧措施要根据草地的实际情况谨慎制定。

关键词:高寒草地; 围栏封育; 食草动物; 多样性; 生产力

Effects of the duration of grazing exclusion on plant communities in alpine grassland

HE Cong¹, MA Yong-cai², ZI Hong-biao^{1*}

1. State Key Laboratory of Herbage Improvement and Grassland Agro-ecosystems, College of Pastoral Agriculture Science and Technology, Lanzhou University, Lanzhou 730020, China; 2. Gannan Prefecture Animal Husbandry Comprehensive Experimental Field, Gannan 747000, China

Abstract: Large herbivores strongly influence plant communities and ecosystem processes in a variety of habitats. In this study, fencing was used to simulate the loss of large herbivores, and the “space-for-time substitutions” method was adopted to study the structure, aboveground net primary productivity, diversity and productivity-diversity relationships of alpine grassland plant communities after exclusion of grazers for different durations (0, 3, 5, 8, 10 years) in Haibei, Qinghai. The results show that: 1) Grazing exclusion significantly changed the plant community structure of alpine grassland. With longer periods of grazing exclusion, the proportion of grasses in the community gradually increased, while the proportions of other functional groups (legumes, sedges, and forbs) gradually decreased, and internal heterogeneity within the communities gradually increased. 2) The aboveground net primary productivity of the plant communities initially decreased and then increased as the duration of grazing exclusion

收稿日期: 2024-12-30; 改回日期: 2025-03-03

基金项目: 国家自然科学基金(32401497), 甘肃科技重大专项(23ZDNA009)和兰州大学“双一流”人才引进科研启动经费(561120230)资助。

作者简介: 贺聪(1997-), 男, 甘肃庆阳人, 在读博士。E-mail: hec2023@lzu.edu.cn

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: zihb@lzu.edu.cn

extended, while litter mass showed the opposite trend. Grazing exclusion generally reduced species diversity, functional diversity, and phylogenetic diversity. 3) There was a significant negative correlation between aboveground net primary productivity and Pielou's evenness index, Simpson's dominance index, Rao's quadratic entropy index, and mean nearest taxon distance, but no significant correlations with other diversity indices. These results indicate that the loss of large herbivores will significantly impact grassland ecosystems, particularly those in good health. Therefore, grazing exclusion should be carefully formulated based on the actual situation of grasslands.

Key words: alpine grassland; grazing exclusion; herbivores; diversity; productivity

高寒草地是青藏高原生态系统的主体,总面积为 $1.59 \times 10^6 \text{ km}^2$,约占青藏高原总面积的60%^[1-2]。在草地生态系统中,放牧是最主要的人类活动方式^[3-4]。大型食草动物强烈影响各种生境下的植物群落和生态系统过程,经常改变植被组成、多样性和生产力^[5-6]。研究表明,食草动物通过直接采食具有竞争性的优势种和减少光竞争以提高植物多样性^[7-9]。中度干扰假说认为中等强度的放牧干扰有利于维持最高的生物多样性^[10]。同时,放牧优化假说认为草地植物在中度放牧时比不放牧可以产生更多的生物量^[11-12]。因此,食草动物可能是维持草地植物多样性和生产力的关键因素^[13],研究大型食草动物丧失后草地植物群落生产力和植物多样性如何响应是非常有必要的。

当前,随着生态文明建设的不断推进,以国家公园为主体的自然保护地体系正在快速建立^[14]。2015和2017年相继启动了位于青藏高原的三江源国家公园和祁连山国家公园体制试点工作^[15]。由于高寒生态系统的脆弱性和敏感性,在国家公园建设的过程中,核心区的设立在很大程度上是以去除人为干扰为前提的^[16],通常做法是建设围栏以禁止大型草食家畜的采食活动^[17]。然而,围封对草地植物群落的影响仍存在较大争议。一些研究表明,短期围栏封育一般可以有效提高草地植物群落的地上生产力和物种多样性^[18-21]。但也有研究认为,围栏封育并不一定会改善草地植物群落结构^[22],长期围栏封育甚至会对生态系统产生负面影响,如降低生物多样性^[23-24]、减少土壤有机碳含量^[25]以及造成野生动物栖息地的隔离和破碎化等^[26]。此外,草地资源作为牧民赖以生存的生产资料,建设围栏势必会增加围栏外的放牧压力,从而可能造成草地的不可持续发展^[27]。考虑到围封对草地生态系统功能的影响具有时空差异性^[28],这种差异性主要受围封年限、围封方式、植被类型和环境条件等多种因素的共同作用^[29-30]。因此,需要进一步因地制宜、因时制宜优化围栏封育等草地管理措施。

生态系统功能的发挥依赖于生物多样性,更高的生物多样性有助于维持更高的生态系统功能水平^[31-34]。生产力是生态系统功能最主要的体现形式,而物种多样性、功能多样性和系统发育多样性则是生物多样性的3个关键维度^[34-35]。以往的研究更多地关注围封对植物物种多样性的影响^[25,36-38],却忽略了围封对植物功能多样性和系统发育多样性的影响。相较于物种多样性,功能多样性不仅考虑了群落中冗余种的存在,还关注了物种间相互作用以及物种对环境变化的响应差异^[39-40]。系统发育信息对于研究生物群落的组成和生态过程的作用日益重要^[41],系统发育多样性有助于揭示植物历史演化过程对当前植物群落结构的影响^[42]。生物多样性和生产力之间的关系是理解和预测生物多样性丧失对生态系统功能和服务影响的基础^[43]。然而,生产力-生物多样性关系在生态学中一直存在广泛争议^[44-45]。在不同的空间尺度和不同的生态系统类型中,生产力与生物多样性之间往往呈正相关、负相关、不相关、单峰曲线和“U”型曲线关系等多种不同模式^[46-47]。Brun等^[35]指出,与单一维度的生物多样性研究相比,系统地探索多个生物多样性维度能够为生产力-生物多样性关系提供更深入的见解。因此,通过研究围栏封育过程中植物群落生产力和多样性(物种多样性、功能多样性和系统发育多样性)的变化规律及其相互关系,可以更好地揭示生物多样性与生态系统功能的维持机制以及群落演替规律,从而为生物多样性保护提供坚实的科学依据。

为此,本研究以青海海北高寒草地为对象,设置不同围封年限(0、3、5、8、10年)的观测样地,探究了不同围封年限下的植物群落结构、地上净初级生产力、多样性以及生产力-多样性关系,以期为该区域高寒草地资源的合理利用与可持续发展提供科学参考。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

研究区域位于青海海北高寒草地生态系统国家野外科学观测研究站(简称“海北站”)。该站坐落于青藏高原东北隅(37°29′–37°45′ N, 101°12′–101°23′ E, 平均海拔 3200 m), 属于典型的高原大陆性季风气候区。一年中无明显的四季之分, 只有暖季和冷季之别(植物生长季和非生长季)^[48]。年平均气温为-1.7 °C, 年平均降水量为 489 mm, 其中约 80% 的降水发生在 5–9 月的植物生长季, 表现出雨热同期的特点^[49]。在海北站区域内, 土壤类型主要包括高山草甸土(草毡寒冻锥形土)和沼泽土(正常有机土)两大土类^[50]。其中, 高山草甸土的分布最广。该区域的主要植被类型为高寒草甸, 主要由多年生草本植物组成, 常见植物包括矮生嵩草(*Carex alataensis*)、红棕嵩草(*Carex przewalskii*)、高山豆(*Tibetia himalaica*)、青海苜蓿(*Medicago archiducis-nicolai*)、垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、异针茅(*Stipa aliena*)、阿洼早熟禾(*Poa araratica*)、横断山风毛菊(*Saussurea superba*)、麻花苣(*Gentiana straminea*)等^[48]。

1.2 试验设计

本研究采用“空间代替时间”的方法, 于 2022 年 8 月在海北站附近选取了不同围封年限的高寒草甸作为试验样地。围封年限分别为 3、5、8 和 10 年, 围栏外以牦牛和藏系绵羊放牧为主的冬季放牧地作为对照样地(围封 0 年)。所有样地在围封前均为冬季牧场, 且放牧历史相同^[51], 放牧强度均为 3.75 羊单位·hm⁻²^[52]。不同围封年限高寒草甸的地理位置、海拔和样地面积等详细情况见表 1。在每个样地内均匀设置 6 个 20 m×7 m 的小区, 并在每个小区内随机选取 1 个 0.5 m×0.5 m 的样方, 共计 30 个样方, 用于植物群落调查。

1.3 群落调查和植物功能性状测定

在 2022 年 8 月中下旬(植物生长高峰期), 首先在选定的样方内记录所有植物种类, 并采用目估法评估各物种的盖度。同时, 对每个物种随机选取 5 株进行植株自然高度(plant height, PH, cm)的测定。待群落调查结束后, 将样方内所有植物的地上部分(包括植物活体和立枯)齐地面刈割, 并收集地表上所有可见的凋落物。样品在实验室中按照活体和枯落物分开处理, 其中活体按物种水平进行分类, 所有样品均置于 65 °C 烘箱内烘干至恒重后称重。单位面积的枯落物质量(litter mass, LM, g·m⁻²)是指立枯物生物量与凋落物生物量总和, 而地上净初级生产力(aboveground net primary productivity, ANPP, g·m⁻²)则是各物种的地上净初级生产力之和。

根据群落调查所获得的物种名录, 随后在每个样地内进行叶片取样, 通常选择每个物种个体不少于 10 株, 每种植物采集不少于 20 片的健康成熟叶片, 用于植物叶功能性状的测定。包括: 叶片厚度(leaf thickness, LT, mm)、叶干物质含量(leaf dry mass content, LDMC, mg·g⁻¹)、比叶面积(specific leaf area, SLA, cm²·g⁻¹)、叶片碳含量(leaf carbon content, LCC, mg·g⁻¹)、叶片氮含量(leaf nitrogen content, LNC, mg·g⁻¹)和叶组织密度(leaf tissue density, LTD, g·cm⁻³), 具体测定方法参考文献^[48]。

1.4 数据计算

1.4.1 物种多样性指数 首先, 计算样方内每个物种的重要值(important value, IV)^[53], 计算公式如下:

$$IV = \frac{\text{相对生物量} + \text{相对高度} + \text{相对盖度}}{3} \quad (1)$$

其次, 基于重要值, 计算物种丰富度(species richness, R)、Shannon–Wiener 多样性指数(Shannon–Wiener diversity index, H')、Pielou 均匀度指数(Pielou's evenness index, E)和 Simpson 优势度指数(Simpson's

表 1 研究样地基本信息

Table 1 Basic information of sample sites

围封年限 Grazing exclusion durations (a)	纬度 Latitude (N)	经度 Longitude (E)	海拔 Altitude (m)	面积 Area (m ²)
0	37°36'38"	101°18'46"	3147	45×45
3	37°36'48"	101°18'14"	3144	45×45
5	37°36'42"	101°18'32"	3144	30×50
8	37°36'43"	101°17'45"	3145	40×40
10	37°36'39"	101°19'29"	3154	30×60

dominance index, D), 计算公式如下:

$$R = S \quad (2)$$

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i \quad (3)$$

$$E = \frac{H'}{\ln S} \quad (4)$$

$$D = 1 - \sum_{i=1}^S p_i^2 \quad (5)$$

式中: p_i 为物种 i 的相对重要值, S 为调查样方内出现的物种数。

1.4.2 功能多样性指数 本研究基于相对生物量加权和所测定的7种植物功能性状, 计算了4种功能多样性指数: 功能丰富度 (functional richness, FRic)、功能均匀度 (functional evenness, FEve)、功能分歧度 (functional divergence, FDiv) 和 Rao 二次熵指数 (Rao's quadratic entropy index, RaoQ)。所有计算均通过 R 软件 (版本 4.2.2) 中的 FD 程序包进行。

1.4.3 构建系统发育树 将样地中出现的植物物种按照被子植物分类系统 IV (angiosperm phylogeny group IV, APG IV) 进行分类, 整理成科、属、种的格式, 拉丁名参照 The Plant List 数据库 (<http://www.theplantlist.org>)。最后, 使用 R 软件中的 V. PhyloMaker 2 程序包构建系统发育树^[54]。

1.4.4 系统发育多样性指数 基于构建的系统发育树, 利用 R 软件中的 picante 程序包计算 3 种系统发育多样性指数: Faith's 系统发育多样性 (Faith's phylogenetic diversity, PD)、平均成对距离 (mean pairwise distance, MPD) 和平均最近类群距离 (mean nearest taxon distance, MNTD)。其中, PD 表示群落内所有物种在系统发育树上的最短路径的进化分支长度之和^[55]; MPD 指群落内两两物种之间系统发育距离的平均值; MNTD 指群落内每个物种与自身亲缘关系最近的物种之间系统发育距离的平均值^[42]。

1.5 数据分析

对不同围封年限之间的植物群落地上净初级生产力、枯落物质量、物种多样性、功能多样性和系统发育多样性进行单因素方差分析 (one-way ANOVA), 并使用最小显著差异法 (least significant difference, LSD) 进行多重比较。采用 Pearson 相关分析计算地上净初级生产力和多样性指数之间的相关性。使用非度量多维尺度分析 (non-metric multidimensional scaling, NMDS) 比较不同围封年限之间的群落结构差异, 并进行相似性分析 (analysis of similarities, ANOSIM)。图表中所有数据均用平均值 ± 标准误 (mean ± SE) 表示, 统计显著性水平设为 $P < 0.05$ 。相关统计分析在 R 软件 (版本 4.2.2) 中进行, 绘图则在 Origin 2019 中完成。

2 结果与分析

2.1 不同围封年限下植物群落的物种组成差异及相似性比较

群落调查结果表明, 所有围封样地共记录到 70 种植物, 隶属于 23 科 54 属。随着围封年限的增加, 群落内的物种数逐渐减少, 分别为 53、50、46、44 和 39 种 (图 1)。在围封第 0 年的样地中, 90% 的地上净初级生产力是由 53 个物种中的 19 种贡献的, 这些物种占总物种数的 36%; 而在围封第 3 年的样地中, 17 种植物贡献了 90% 的地上净初级生产力, 占总物种数的 34%; 在围封第 5 年的样地中, 14 种植物提供了 90% 的地上净初级生产力, 占总物种数的 30%; 在围封第 8 年的样地中, 则降为 9 种, 占总物种数的 20%; 在围封第 10 年的样地中, 仅有 6 种, 占总物种数的 15%。

在围封第 0 年的样地中, 群落中的主要优势种为异针茅和阿洼早熟禾, 两者与其他亚优势种的差异较小。然而, 随着围封年限的增加, 异针茅逐渐成为群落的优势种, 特别是在围封第 3、5 和 8 年表现尤为明显; 到围封第 10 年, 群落中的主要优势种转变为异针茅和疏花针茅。研究还发现, 围封过程会促使一些具有匍匐枝 (如豆科植物)、莲座丛状的物种 (如蒲公英、横断山风毛菊) 以及一些可能受光资源限制的矮小物种 [如海乳草、龙胆属 (*Gentiana*)] 逐渐减少, 甚至完全消失。但是, 灌木 (如矮生忍冬、西藏沙棘) 则在围封过程中逐渐增加。

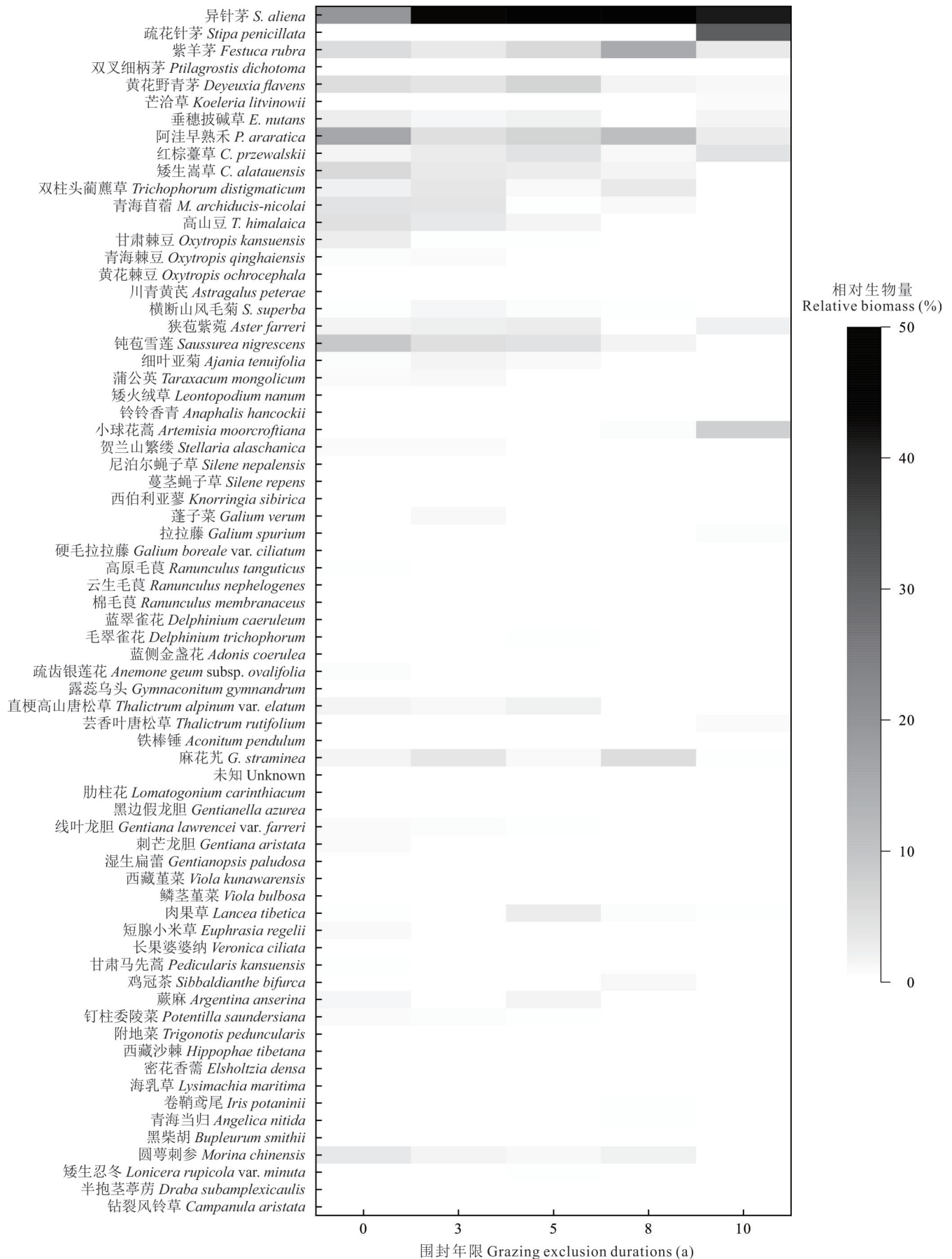


图 1 不同围封年限下植物群落中各物种的相对生物量

Fig. 1 Relative biomass of species in plant community under different grazing exclusion durations

基于物种盖度的NMDS分析结果显示,不同围封年限下,高寒草甸植物群落的相似性存在显著差异($P < 0.001$)。具体表现为,与冬季放牧地(围封0年)相比,随着围封年限的增加,植物群落间的相似性逐渐降低,且同一围封年限下植物群落内部的异质性逐渐增大(图2)。

2.2 不同围封年限下植物群落的地上净初级生产力和多样性

围封年限显著影响植物群落地上净初级生产力和枯落物质量(图3)。具体而言,植物群落地上净初级生产力在围封第3和5年显著低于围封第0和10年。而枯落物质量则表现为围封第0和3年显著低于

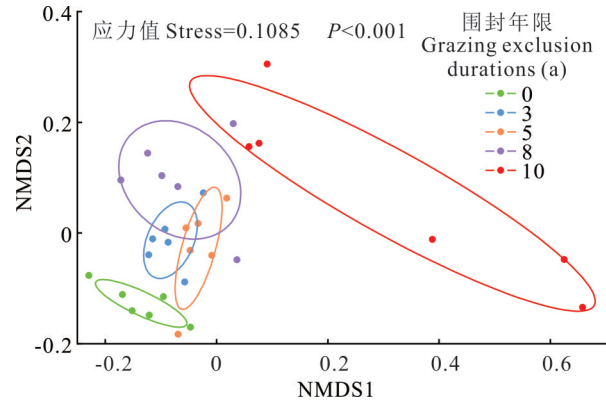


图2 基于物种盖度的植被非度量多维尺度分析

Fig. 2 Non-metric multidimensional scaling analysis of vegetation based on species coverage

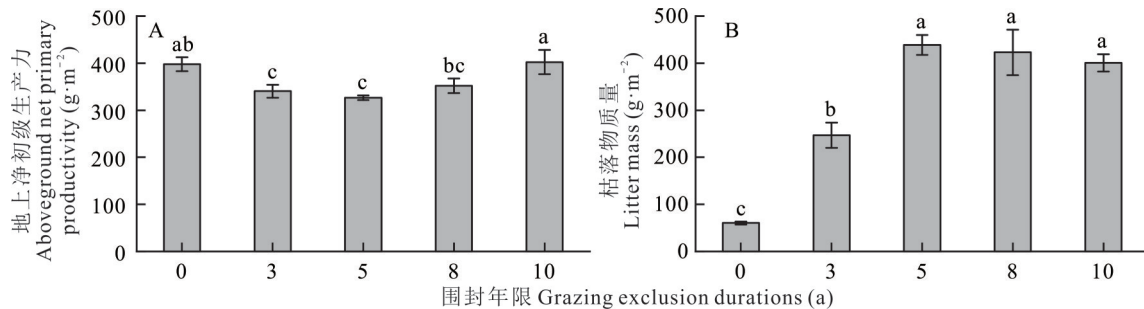


图3 不同围封年限的植物群落地上净初级生产力和枯落物质量

Fig. 3 Aboveground net primary productivity and litter mass of plant communities with different grazing exclusion durations

不同小写字母表示不同围封年限间差异显著($P < 0.05$),图中值为平均值±标准误。下同。Different lowercase letters indicate significant differences among different grazing exclusion durations ($P < 0.05$). The values in the figure are mean \pm SE. The same below.

其他围封年限,其他年限间则无显著差异。此外,随着围封年限的增加,植物群落地上净初级生产力呈先下降后上升的趋势,枯落物质量呈与之相反的趋势。研究还发现,不同功能群地上净初级生产力的变化趋势随围封年限的增加有所不同(图4)。其中,禾草的地上净初级生产力呈逐渐上升的趋势,莎草、豆科和杂类草的地上净初级生产力呈逐渐下降的趋势。但是,莎草的地上净初级生产力在不同围封年限内无显著差异。

在物种多样性方面,物种丰富度、Shannon-Wiener多样性指数、Simpson优势度指数、Pielou均匀度指数均随围封年限的增加而下降(图5A~D)。在功能多样性方面,功能丰富度随围封年限的增加呈下降趋势;功能均匀度在不同围封年限之间无显著变化;功能分歧度随围封年限的增加则呈上升趋势,且在围封第8和10年达到较大值;围封第3年的Rao二次熵指数显著高于其他围封年限,而围封第10年显著低于其他围封年限(图5E~H)。在系统发育多样性方面,Faith's系统发育多样性指数和平均成对距离均随着围封年限的增加而降低,但不同围封年限的平均最近类群距离之间无显著差异(图5I~K)。

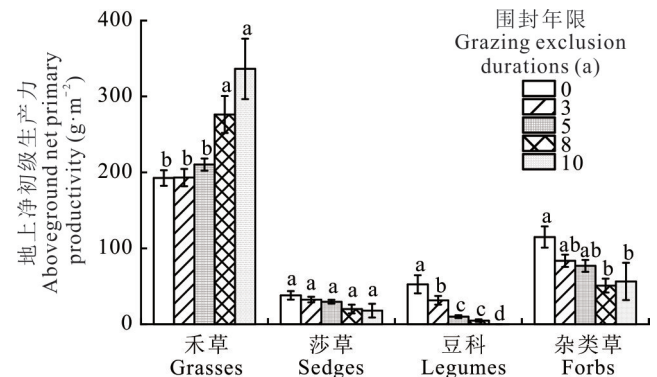


图4 不同围封年限下植物群落不同功能群的地上净初级生产力

Fig. 4 Aboveground net primary productivity in various plant functional groups of plant communities under different grazing exclusion durations

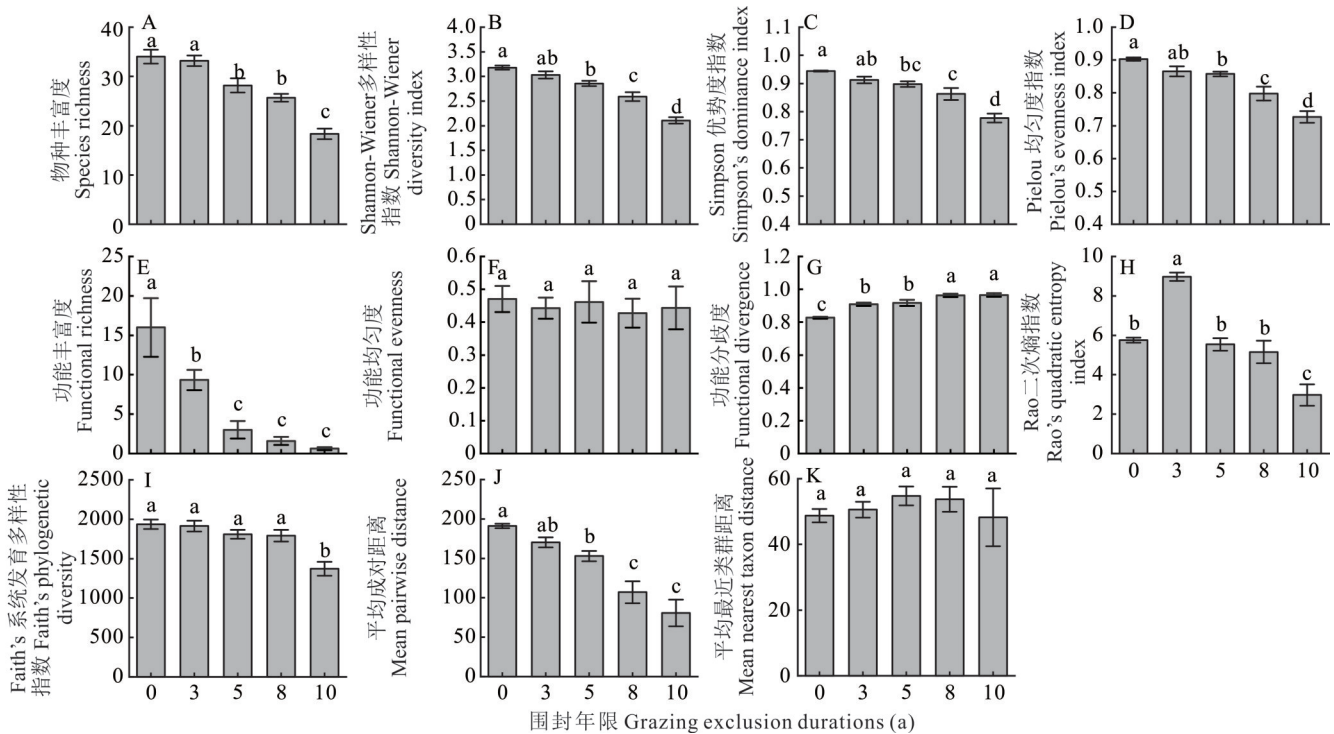


图 5 不同围封年限的植物群落物种 (A~D)、功能 (E~H) 及系统发育 (I~K) 多样性

Fig. 5 Species (A~D), functional (E~H) and phylogenetic (I~K) diversity of plant communities with different exclusion durations

2.3 围封草地植物群落地上净初级生产力和多样性的关系

线性回归分析结果表明,不同围封年限的植物群落地上净初级生产力与物种丰富度和 Shannon-Wiener 多样性指数无显著相关性,但与 Simpson 优势度指数和 Pielou 均匀度指数均呈显著负相关关系(图 6A~D),其中图 6C 代表边缘显著($P=0.058$)。另一方面,植物群落地上净初级生产力与功能丰富度、功能均匀度和功能分歧度之间并未表现出显著相关性,但与 Rao 二次熵指数呈显著负相关关系(图 6E~H)。此外,植物群落地上净初级生产力与 Faith's 系统发育多样性指数和平均成对距离无显著相关性,而与平均最近类群距离呈显著负相关关系(图 6I~K)。

3 讨论

3.1 围封年限对高寒草地植物群落结构的影响

围封对草地生态系统影响的直接体现是在植物群落结构的变化上^[56]。本研究表明,不同围封年限下,高寒草甸植物群落结构差异显著,并且随着围封年限的增加,群落内部的异质性逐渐增大(图 2)。这一变化主要归因于禾草在群落中逐渐占据主导地位,而其他功能群物种的比例则逐渐降低(图 1 和图 4)。在放牧压力消除后,由于禾本科牧草植株高大,在光热资源竞争中处于优势地位,而其他功能群的大多数植物由于植株低矮,受到光限制,在竞争中处于弱势地位^[9,22]。此外,有研究表明,围封会降低草地表层土壤含水率^[57],而禾本科植物能更快适应干旱条件,在缺水状态下维持生长的能力更强^[58]。本研究还发现,随着围封年限的增加,矮生忍冬和西藏沙棘等灌木逐渐增多(图 1),围封可能促进草地灌丛化,这与前人研究结果一致^[59-61]。灌丛化不仅会降低植物的适口性,还可能带来其他生态后果。Liu 等^[62]研究发现,草地灌丛化显著降低了无机碳密度并导致了土壤酸化,且对 20~50 cm 土层的影响尤为明显。因此,在以后的研究中应该更加关注草地群落结构变化对碳汇等生态系统功能的影响。

3.2 围封年限对高寒草地植物群落地上净初级生产力和多样性的影响

植物群落生产力是评估生态系统功能的重要指标^[48]。多数研究发现,围栏禁牧能提高草地植物群落地上净

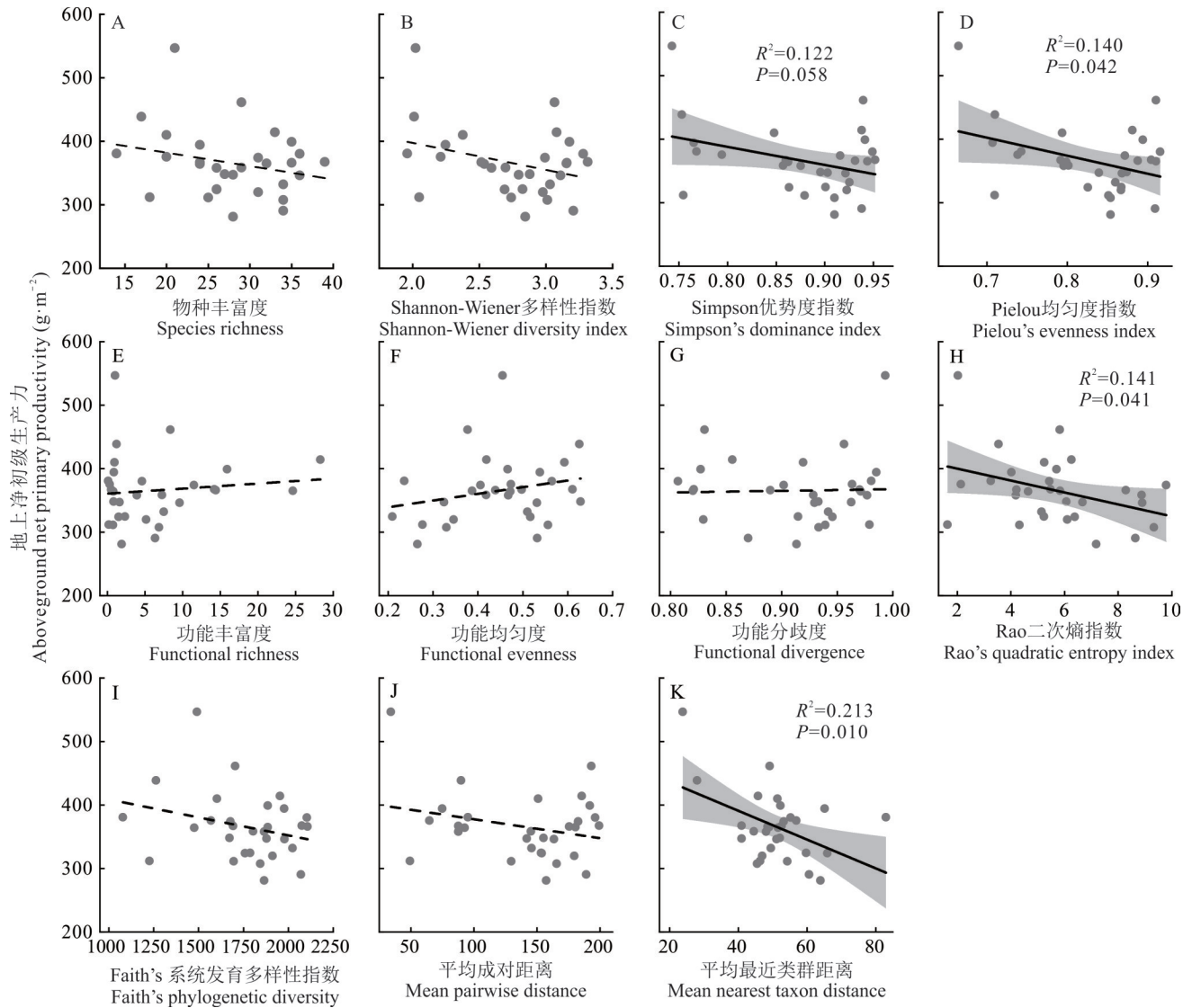


图6 不同围封年限的植物群落地上净初级生产力与物种(A~D)、功能(E~H)及系统发育(I~K)多样性的关系

Fig. 6 Relationship between aboveground net primary productivity and species (A~D), functional (E~H) and phylogenetic (I~K) diversity in plant communities with different grazing exclusion durations

实线表示地上净初级生产力与多样性指数之间具有显著相关关系,虚线表示无显著相关关系,阴影代表95%的置信区间。Solid lines represent significant correlation between aboveground net primary productivity and diversity index, dashed lines represent no significant correlation, and shading represents 95% confidence interval.

初级生产力,且主要是由禾本科牧草的产量增加引起的^[22-23,34]。然而,本研究结果显示,围封初期的植物群落地上净初级生产力低于对照组,但随着时间的推移有所恢复(图3A),这主要是因为围封初期枯落物的积累显著增加,抑制了大多数植物的生长,但是随着演替的进行,禾草等优势物种在群落中的地位显著提升,禾草的增加量超过了其他功能群植物的减少量。围封5年后,枯落物质量逐渐下降(图3B),这可能是由于枯落物的积累存在一个阈值,超过该阈值后其分解速率大于累积速率^[48]。总体来看,围封并未提高植物群落地上净初级生产力,反而在某些年份有所降低。因此,草地在围封一段时间后应该进行适度放牧,使其重新得到利用。适度放牧有助于清除枯落物,削减生长冗余,从而有利于植物的萌发、返青和超补偿生长^[63-64],符合放牧优化假说^[11-12]。

生物多样性是多种生态系统功能和服务的基础,关系着人类健康福祉^[65-66]。草地植物多样性通常随着围封时间的增加,呈先上升后下降的趋势^[37,67]。然而,本研究发现,围封导致物种多样性逐渐下降(图5A~D),这一结果与通常认知有所不同。可能的原因包括:首先,围封草地的初始状态不同,该区域的高寒草甸在围封前本就具

有较高的物种多样性;其次,围封造成枯落物的大量积累,限制了低矮植物对光资源的获取^[68],并且由于围封消除了放牧干扰,导致生长速率较高的物种竞争排除了生长速率较低的物种^[16]。此外,Zhang等^[69]的研究表明,系统发育距离与化感作用之间存在显著的负相关关系,化感作用可能促进近缘物种共存或使单一物种变得更加优势。功能多样性是生物多样性的一个重要维度,反映了生态位空间中群落的物种分布和丰度^[70]。功能多样性不仅受到基于物种丰度的多样性影响,还受到物种种间差异的作用,新物种的引入可以增加物种丰度多样性,但也可能会降低物种间的平均差异^[71]。因此,功能多样性可能增加,也可能降低。研究结果显示,围封降低了功能丰富度(图5E),表明群落中的潜在资源未被充分利用,同时可能削弱了植物群落对环境波动的缓冲能力^[72]。围封也降低了Rao二次熵指数(图5H),表明生态位分化程度降低,物种之间对资源需求的重叠程度加强,竞争加剧,从而降低了资源的有效利用^[70]。基于多度加权的系统发育多样性可以同时反映群落中物种的多度和进化历史,并且由于性状的演化保守性,系统发育多样性与功能多样性往往密切相关^[41,73]。研究显示,Faith's系统发育多样性和平均成对距离随着围封年限的增加显著下降,而平均最近类群系统发育距离则未发生显著变化(图5I~K),这是因为平均最近类群系统发育距离受物种迁入和迁出的影响较小^[74]。系统发育多样性的下降表明群落中物种的亲缘关系较近,表现出系统发育聚集的趋势。同时,物种的亲缘关系越近,其功能差异就越小,物种对环境资源的利用效率便会降低,进而削弱生态系统的功能性和稳定性^[75]。总体而言,围封显著降低了不同维度的植物多样性。因此,建议草地的围封应根据客观情况制定,即使因草地退化而进行的围封也应该在围封一段时间后再次进行适度利用,这样可以使草地生态系统的物质循环和能量流动保持良性状态,以促进草地植物群落的更新和周转。

3.3 围封对高寒草地植物群落地上净初级生产力和多样性关系的影响

生产力与生物多样性之间的关系一直是生态学中存在广泛争议的话题^[44-45]。本研究中,群落地上净初级生产力与物种多样性指数之间呈负相关关系(图6A~D),但仅与Simpson优势度指数和Pielou均匀度指数呈显著负相关关系。这一现象与围封处理后群落组成变化有关,尽管围封导致物种多样性下降,但是显著增加了禾草在群落中的比重(图4)。相较于优势种,低优势度的物种对生产力的影响较小,因此禾草的优势度增加对生产力的正面影响足以弥补甚至超过物种多样性丧失所带来的负面影响。这一发现符合Grime^[76]的质量比率假说(mass ratio hypothesis, MRH),即单个物种或一组物种在群落中的多度占比,决定了其在生态系统中的作用。张义等^[34]对长期封育下典型草原的群落生产力和多样性关系进行了研究,发现功能多样性比物种多样性对群落生产力的影响更大。董六文等^[77]在高寒草地氮添加试验中也发现了相似的结果。然而,本研究的结果表明,高寒草甸植物群落地上净初级生产力仅与Rao二次熵指数显著相关,而与其他功能多样性指数没有显著的关系(图6E和H)。Mokany等^[78]和Griffin等^[79]指出,优势物种的特征可能比任何功能多样性的综合指标更能决定生态系统功能。Cadotte等^[80]的研究则发现,系统发育多样性在预测植物群落生产力方面的作用强于物种丰富度或功能群丰富度。Pu等^[81]认为,系统发育多样性可能比物种多样性更好地反映群落中物种特征和生态位的多样性。本研究进一步发现,系统发育多样性指数和平均成对距离与地上净初级生产力之间无显著相关性,而平均最近类群距离与地上净初级生产力之间则呈显著负相关(图6I~K)。总体来说,生物多样性对地上净初级生产力的解释力较低,表明调控生产力相关的关键因子可能来自其他方面,如土壤养分等。Wang等^[82]认为,资源是影响植物生产力与生物多样性关系的关键驱动因素,资源多样性不同的生境表现出不同的生产力-生物多样性关系。在低资源生境中,两者呈正相互作用,而在中等和高资源生境中则表现为中性(弱正相互作用);在排除资源多样性对生产力和生物多样性的直接影响后,高资源生境中的生产力-生物多样性关系转变为负相关,从而使得沿资源多样性梯度的生产力-生物多样性关系呈单峰曲线而非正相关。Pan等^[43]指出,物种丧失后剩余物种的补偿效应调控着生产力-生物多样性关系,这种关系可能表现为正相关、负相关、不相关或单峰曲线等多种形式。也有学者认为,物种库的大小是决定两者关系的关键因素,即使局域生物多样性未显著下降,区域尺度上的生物多样性丧失(影响了局域物种库)依然可能对生态系统功能产生负面影响^[83],导致生物多样性效应可能随着时间的推移和空间尺度的扩大而增强^[33,84]。因此,在局域尺度的实地观测中,不一定会发现生物多样性和生态系统功能的正相关关系^[83]。

4 结论

围封显著改变了高寒草地的植物群落结构。随着围封年限的增加,禾草在群落中的占比越来越大,而其他功能群(豆科、莎草、杂类草)在群落中的占比逐渐降低。随围封年限的增加,植物群落地上净初级生产力先下降后增加,而枯落物质量呈与之相反的趋势。围封整体上降低了植物群落的物种多样性、功能多样性与系统发育多样性。地上净初级生产力与Pielou均匀度指数、Simpson优势度指数、Rao二次熵指数和平均最近类群距离之间表现出显著负相关关系,但与其他多样性指数无显著相关性。因此,对于生产力和多样性良好的草地来说,大型食草动物的适度干扰是必要的。本研究将为未来该区域的草地生态系统以及国家公园核心保护区的围栏建设提供参考意见。

参考文献 References:

- [1] Zhang J, Yuan M S, Zhang J, *et al.* Responses of the NDVI of alpine grasslands on the Qinghai-Tibetan Plateau to climate change and human activities over the last 30 years. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, 40(18): 6269-6281.
张江, 袁旻舒, 张婧, 等. 近30年来青藏高原高寒草地NDVI动态变化对自然及人为因子的响应. *生态学报*, 2020, 40(18): 6269-6281.
- [2] Zhang Z H, Zhou H K, Zhao X Q, *et al.* Relationship between biodiversity and ecosystem functioning in alpine meadows of the Qinghai-Tibet Plateau. *Biodiversity Science*, 2018, 26(2): 111-129.
张中华, 周华坤, 赵新全, 等. 青藏高原高寒草地生物多样性与生态系统功能的关系. *生物多样性*, 2018, 26(2): 111-129.
- [3] Hou F J, Yang Z Y. Effects of grazing of livestock on grassland. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(1): 244-264.
侯扶江, 杨中艺. 放牧对草地的作用. *生态学报*, 2006, 26(1): 244-264.
- [4] Eby S, Burkepille D E, Fynn R W S, *et al.* Loss of a large grazer impacts savanna grassland plant communities similarly in North America and South Africa. *Oecologia*, 2014, 175(1): 293-303.
- [5] Ganjurjav H, Duan M J, Wan Y F, *et al.* Effects of grazing by large herbivores on plant diversity and productivity of semi-arid alpine steppe on the Qinghai-Tibetan Plateau. *The Rangeland Journal*, 2015, 37(4): 389-397.
- [6] Liu J, Feng C, Wang D L, *et al.* Impacts of grazing by different large herbivores in grassland depend on plant species diversity. *Journal of Applied Ecology*, 2015, 52(4): 1053-1062.
- [7] Olf H, Ritchie M E. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 1998, 13(7): 261-265.
- [8] Koerner S E, Burkepille D E, Fynn R W S, *et al.* Plant community response to loss of large herbivores differs between North American and South African Savanna grasslands. *Ecology*, 2014, 95(4): 808-816.
- [9] Borer E T, Seabloom E W, Gruner D S, *et al.* Herbivores and nutrients control grassland plant diversity via light limitation. *Nature*, 2014, 508(7497): 517-520.
- [10] Connell J H. Diversity in tropical rain forests and coral reefs: High diversity of trees and corals is maintained only in a nonequilibrium state. *Science*, 1978, 199(4335): 1302-1310.
- [11] Hilbert D W, Swift D M, Detling J K, *et al.* Relative growth rates and the grazing optimization hypothesis. *Oecologia*, 1981, 51(1): 14-18.
- [12] Oesterheld M, McNaughton S J. Effect of stress and time for recovery on the amount of compensatory growth after grazing. *Oecologia*, 1991, 85(3): 305-313.
- [13] Bakker E S, Ritchie M E, Olf H, *et al.* Herbivore impact on grassland plant diversity depends on habitat productivity and herbivore size. *Ecology Letters*, 2006, 9(7): 780-788.
- [14] Ma K P. A significant achievement in the development of national parks in China. *Biodiversity Science*, 2017, 25(10): 1031-1032.
马克平. 中国国家公园建设取得标志性进展. *生物多样性*, 2017, 25(10): 1031-1032.
- [15] Zang Z H, Zhang D, Wang N, *et al.* Experiences, achievement, problems and recommendations of the first batch of China's national park system pilots. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, 40(24): 8839-8850.
臧振华, 张多, 王楠, 等. 中国首批国家公园体制试点的经验与成效、问题与建议. *生态学报*, 2020, 40(24): 8839-8850.
- [16] Wang J, Zhang D S, Xiao Y M, *et al.* Diversity of species and functional traits drive jointly responses of aboveground biomass to long-term grazing exclusion at alpine steppe. *Acta Ecologica Sinica*, 2023, 43(6): 1-11.

- 王娟, 张登山, 肖元明, 等. 物种多样性和功能性状驱动高寒草原地上生物量对长期禁牧的响应. 生态学报, 2023, 43(6): 1-11.
- [17] Wang Q Y, Zhou D Y, An P L, *et al.* Impacts of nature reserve policy on regional ecological environment quality: A case study of Sanjiangyuan Region. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2023, 34(5): 1349-1359.
王清韵, 周丁扬, 安萍莉, 等. 自然保护区政策对区域生态环境质量的影响——以三江源地区为例. *应用生态学报*, 2023, 34(5): 1349-1359.
- [18] Peco B, de Pablos I, Traba J, *et al.* The effect of grazing abandonment on species composition and functional traits: The case of dehesa grasslands. *Basic and Applied Ecology*, 2005, 6(2): 175-183.
- [19] Hu Y K, Gao G G, Li K H, *et al.* The succession of plant communities in alpine grasslands in different ages of enclosing. *Journal of Glaciology and Geocryology*, 2009, 31(6): 1186-1194.
胡玉昆, 高国刚, 李凯辉, 等. 巴音布鲁克草原不同围封年限高寒草地植物群落演替分析. *冰川冻土*, 2009, 31(6): 1186-1194.
- [20] Wu G L, Du G Z, Liu Z H, *et al.* Effect of fencing and grazing on a Kobresia-dominated meadow in the Qinghai-Tibetan Plateau. *Plant and Soil*, 2009, 319(1): 115-126.
- [21] Zhang P, Ma J J, Cheng J H, *et al.* Effects of enclosure on vegetation characteristics and soil physical and chemical properties of temperate grassland. *Chinese Journal of Grassland*, 2021, 43(5): 41-50.
张攀, 马婧婧, 程军回, 等. 围封对天山北坡中段温性草原植被特征和土壤理化性质的影响. *中国草地学报*, 2021, 43(5): 41-50.
- [22] Liu Y, Li B L, Yuan Y C, *et al.* Assessment of grazing exclusion on grassland restoration through the changes of plant community structure of alpine meadow in the Three River Headwater Region. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, 41(18): 7125-7137.
刘岩, 李宝林, 袁焯城, 等. 基于三江源高寒草甸群落结构变化评估围栏封育对草地恢复的影响. *生态学报*, 2021, 41(18): 7125-7137.
- [23] Jing Z B, Cheng J M, Su J S, *et al.* Changes in plant community composition and soil properties under 3-decade grazing exclusion in semiarid grassland. *Ecological Engineering*, 2014, 64: 171-178.
- [24] Song S S, Zhu J L, Zheng T L, *et al.* Long-term grazing exclusion reduces species diversity but increases community heterogeneity in an alpine grassland. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2020, 8: 66.
- [25] Wu X W, Wang Y C, Sun S C. Long-term fencing decreases plant diversity and soil organic carbon concentration of the Zoige alpine meadows on the eastern Tibetan Plateau. *Plant and Soil*, 2021, 458(1): 191-200.
- [26] Linnell J D C. Refugee fences fragment wildlife. *Nature*, 2016, 529(7585): 156.
- [27] Sun J, Liu M, Fu B J, *et al.* Reconsidering the efficiency of grazing exclusion using fences on the Tibetan Plateau. *Science Bulletin*, 2020, 65(16): 1405-1414.
- [28] Sun J, Zhou T C, Zhang J T. Climate change adaptive management of alpine grassland on the Tibetan Plateau. *Environment and Sustainable Development*, 2021, 46(5): 55-60.
孙建, 周天财, 张锦涛. 青藏高原高寒草地的气候变化适应性管理探讨. *环境与可持续发展*, 2021, 46(5): 55-60.
- [29] Xiong D P, Shi P L, Zhang X Z, *et al.* Effects of grazing exclusion on carbon sequestration and plant diversity in grasslands of China—A meta-analysis. *Ecological Engineering*, 2016, 94: 647-655.
- [30] Yan Y C, Tang H P, Xin X P, *et al.* Advances in research on the effects of enclosure on grasslands. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(9): 5039-5046.
闫玉春, 唐海萍, 辛晓平, 等. 围封对草地的影响研究进展. *生态学报*, 2009, 29(9): 5039-5046.
- [31] Grime J P. Biodiversity and ecosystem function: The debate deepens. *Science*, 1997, 277(5330): 1260-1261.
- [32] Gamfeldt L, Roger F. Revisiting the biodiversity-ecosystem multifunctionality relationship. *Nature Ecology & Evolution*, 2017, 1(7): 1-7.
- [33] Hong P B, Schmid B, De Laender F, *et al.* Biodiversity promotes ecosystem functioning despite environmental change. *Ecology Letters*, 2022, 25(2): 555-569.
- [34] Zhang Y, Cheng J, Su J S, *et al.* Diversity-productivity relationship of plant communities in typical grassland during the long-term grazing exclusion succession. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2022, 46(2): 176-187.
张义, 程杰, 苏纪帅, 等. 长期封育演替下典型草原植物群落生产力与多样性关系. *植物生态学报*, 2022, 46(2): 176-187.

- [35] Brun P, Zimmermann N E, Graham C H, *et al.* The productivity-biodiversity relationship varies across diversity dimensions. *Nature Communications*, 2019, 10(1): 1–11.
- [36] Lei S L, Liao L R, Wang J, *et al.* The diversity–Godron stability relationship of alpine grassland and its environmental drivers. *Acta Prataculturae Sinica*, 2023, 32(3): 1–12.
雷石龙, 廖李容, 王杰, 等. 高寒草地植物多样性与 Godron 群落稳定性关系及其环境驱动因素. *草业学报*, 2023, 32(3): 1–12.
- [37] Chen Z Y, Xie Y X, Liu M. Responses of aboveground biomass and species richness to environmental factors in a fenced alpine grassland. *Pratacultural Science*, 2019, 36(4): 1000–1009.
陈智勇, 谢迎新, 刘苗. 围栏封育高寒草地植物地上生物量和物种多样性对关键调控因子的响应. *草业科学*, 2019, 36(4): 1000–1009.
- [38] Yao X X, Wu J P, Gong X Y, *et al.* Effects of long term fencing on biomass, coverage, density, biodiversity and nutritional values of vegetation community in an alpine meadow of the Qinghai–Tibet Plateau. *Ecological Engineering*, 2019, 130: 80–93.
- [39] Díaz S, Cabido M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 2001, 16(11): 646–655.
- [40] Mouchet M A, Villéger S, Mason N W H, *et al.* Functional diversity measures: An overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 2010, 24(4): 867–876.
- [41] Cadotte M W, Jonathan Davies T, Regetz J, *et al.* Phylogenetic diversity metrics for ecological communities: Integrating species richness, abundance and evolutionary history. *Ecology Letters*, 2010, 13(1): 96–105.
- [42] Webb C O, Ackerly D D, McPeck M A, *et al.* Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, 33(1): 475–505.
- [43] Pan Q M, Symstad A J, Bai Y F, *et al.* Biodiversity-productivity relationships in a natural grassland community vary under diversity loss scenarios. *Journal of Ecology*, 2022, 110(1): 210–220.
- [44] Adler P B, Seabloom E W, Borer E T, *et al.* Productivity is a poor predictor of plant species richness. *Science*, 2011, 333(6050): 1750–1753.
- [45] Mittelbach G G, Steiner C F, Scheiner S M, *et al.* What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology*, 2001, 82(9): 2381–2396.
- [46] Qiu B, Wang G. Advance in the study of the relationship between productivity and biodiversity. *Ecologic Science*, 2003, 22(3): 265–270.
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.
- [47] Zhao F X, Xu M. Research progress on the relationship between productivity and biodiversity. *Journal of Natural Resources*, 2018, 33(11): 2046–2056.
赵峰侠, 徐明. 生产力与生物多样性关系的研究进展. *自然资源学报*, 2018, 33(11): 2046–2056.
- [48] He C. Effects of grazing exclusion duration on plant functional traits, diversity and productivity in an alpine meadow. Lanzhou: Lanzhou University, 2023.
贺聪. 围栏年限对高寒草甸植物功能性状、多样性和生产力的影响. 兰州: 兰州大学, 2023.
- [49] Liu H Y, Mi Z R, Lin L, *et al.* Shifting plant species composition in response to climate change stabilizes grassland primary production. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2018, 115(16): 4051–4056.
- [50] Li Y N, Bao X K, Cao G M. Comparison of the earth temperature between fiborthic histosols and mat-cryic cambisols in Tibet Plateau. *Acta Pedologica Sinica*, 2001, 38(2): 145–152.
李英年, 鲍新奎, 曹广民. 青藏高原正常有机土与草毡寒冻锥形土地温观测的比较研究. *土壤学报*, 2001, 38(2): 145–152.
- [51] Cao J J, Jiao Y M, Che R, *et al.* The effects of grazer enclosure duration on soil microbial communities on the Qinghai–Tibetan Plateau. *Science of the Total Environment*, 2022, 839: 156238.
- [52] Li H Q, Wu X L, Zhang F W, *et al.* The response of soil water holding capacity of alpine meadow in winter pasture to enclosure. *Chinese Journal of Grassland*, 2021, 43(8): 1–8.
李红琴, 吴夏璐, 张法伟, 等. 高寒草甸冬季牧场土壤持水能力对草地封育的响应. *中国草地学报*, 2021, 43(8): 1–8.
- [53] Fang J Y, Wang X P, Shen Z H, *et al.* Methods and protocols for plant community inventory. *Biodiversity Science*, 2009, 17(6): 533–548.

- 方精云, 王襄平, 沈泽昊, 等. 植物群落清查的主要内容、方法和技术规范. 生物多样性, 2009, 17(6): 533—548.
- [54] Jin Y, Qian H. V. PhyloMaker 2: An updated and enlarged R package that can generate very large phylogenies for vascular plants. *Plant Diversity*, 2022, 44(4): 335—339.
- [55] Faith D P. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 1992, 61(1): 1—10.
- [56] Shan G L, Xu Z, Ning F, *et al.* Influence of enclosure year on community structure and species diversity on a typical steppe. *Acta Prataculturae Sinica*, 2008, 17(6): 1—8.
单贵莲, 徐柱, 宁发, 等. 围封年限对典型草原群落结构及物种多样性的影响. 草业学报, 2008, 17(6): 1—8.
- [57] Qiao R, Cui X X, Lv X F, *et al.* Effect of enclosure and grazing prohibition on soil properties of degraded grassland. *Bulletin of Soil and Water Conservation*, 2014, 34(5): 162—165.
乔荣, 崔向新, 吕新丰, 等. 围封禁牧对退化草原土壤性状的影响. 水土保持通报, 2014, 34(5): 162—165.
- [58] Schäfer N, Maierhofer T, Herrmann J, *et al.* Tandem amino acid residue motif in guard cell SLAC1 anion channel of grasses allows for the control of stomatal aperture by nitrate. *Current Biology*, 2018, 28(9): 1370—1379.
- [59] Gao K, Zhu T X, Han G D. Impact of enclosure duration on plant functional and species diversity in Inner Mongolian grassland. *Acta Prataculturae Sinica*, 2013, 22(6): 39—45.
高凯, 朱铁霞, 韩国栋. 围封年限对内蒙古羊草—针茅典型草原植物功能群及其多样性的影响. 草业学报, 2013, 22(6): 39—45.
- [60] Liu Z K, Wang S H, Chen Z Z, *et al.* Properties of soil nutrients and plant community after rest grazing in Inner Mongolia steppe China. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(6): 2048—2056.
刘忠宽, 汪诗平, 陈佐忠, 等. 不同放牧强度草原休牧后土壤养分和植物群落变化特征. 生态学报, 2006, 26(6): 2048—2056.
- [61] An Q Q, Qiao W Y, Li W J, *et al.* Effect of shrub encroachment on grassland community structure and above-ground biomass on the Loess Plateau. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2021, 41(4): 664—671.
安琪琪, 乔文英, 李维军, 等. 灌丛化对黄土高原草地植物群落结构和地上生物量的影响. 西北植物学报, 2021, 41(4): 664—671.
- [62] Liu S S, Zhou L H, Li H, *et al.* Shrub encroachment decreases soil inorganic carbon stocks in Mongolian grasslands. *Journal of Ecology*, 2019, 108(2): 678—686.
- [63] Zhang R, Du G Z. Redundance and compensation of grazed grassland communities. *Acta Prataculturae Sinica*, 1998, 7(4): 14—20.
张荣, 杜国祯. 放牧草地群落的冗余与补偿. 草业学报, 1998, 7(4): 14—20.
- [64] Li Y H, Wang S P. Response of plant and plant community to different stocking rates. *Grassland of China*, 1999(3): 12—20.
李永宏, 汪诗平. 放牧对草原植物的影响. 中国草地, 1999(3): 12—20.
- [65] Tilman D, Isbell F, Cowles J M. Biodiversity and ecosystem functioning. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2014, 45(1): 471—493.
- [66] Li B B. Creating synergy between biodiversity conservation and human health—One Health. *Biodiversity Science*, 2020, 28(5): 596—605.
李彬彬. 推进生物多样性保护与人类健康的共同发展——One Health. 生物多样性, 2020, 28(5): 596—605.
- [67] Nie Y Y, Du G M, Wang G Q, *et al.* Effects of enclosure on species diversity of community in Hunlunbair meadow steppe. *Chinese Journal of Grassland*, 2016, 38(6): 106—110.
聂莹莹, 杜广明, 王国庆, 等. 围栏封育对呼伦贝尔草甸草原群落物种多样性的影响. 中国草地学报, 2016, 38(6): 106—110.
- [68] Price J N, Sitters J, Ohlert T, *et al.* Evolutionary history of grazing and resources determine herbivore exclusion effects on plant diversity. *Nature Ecology & Evolution*, 2022, 6(9): 1290—1298.
- [69] Zhang Z J, Liu Y J, Yuan L, *et al.* Effect of allelopathy on plant performance: A meta-analysis. *Ecology Letters*, 2021, 24(2): 348—362.
- [70] Mason N W H, Mouillot D, Lee W G, *et al.* Functional richness, functional evenness and functional divergence: The primary components of functional diversity. *Oikos*, 2005, 111(1): 112—118.
- [71] Botta-Dukát Z. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science*, 2005, 16(5): 533—540.
- [72] Petchey O L. Integrating methods that investigate how complementarity influences ecosystem functioning. *Oikos*, 2003, 101(2):

323—330.

- [73] Jia P, Du G Z. Measuring functional and phylogenetic diversity in community ecology. *Chinese Bulletin of Life Sciences*, 2014, 26(2): 153—157.
贾鹏, 杜国祯. 生态学的多样性指数: 功能与系统发育. *生命科学*, 2014, 26(2): 153—157.
- [74] Wang M Q, Li Y, Chesters D, *et al.* Multiple components of plant diversity loss determine herbivore phylogenetic diversity in a subtropical forest experiment. *Journal of Ecology*, 2019, 107(6): 2697—2712.
- [75] Wang T, Xin L Y, Ma T S, *et al.* Effect of phylogenetic diversity on the stability of alpine meadows on the Tibetan Plateau. *Chinese Journal of Ecology*, 2022, 41(12): 2368—2373.
王婷, 辛丽雨, 马铁帅, 等. 系统发育多样性对青藏高原高寒草甸的稳定性影响. *生态学杂志*, 2022, 41(12): 2368—2373.
- [76] Grime J P. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 1998, 86(6): 902—910.
- [77] Dong L W, Ren Z W, Zhang R, *et al.* Functional diversity rather than species diversity can explain community biomass variation following short-term nitrogen addition in an alpine grassland. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2022, 46(8): 871—881.
董六文, 任正炜, 张蕊, 等. 功能多样性比物种多样性更好解释氮添加对高寒草地生物量的影响. *植物生态学报*, 2022, 46(8): 871—881.
- [78] Mokany K, Ash J, Roxburgh S. Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. *Journal of Ecology*, 2008, 96(5): 884—893.
- [79] Griffin J N, Méndez V, Johnson A F, *et al.* Functional diversity predicts overyielding effect of species combination on primary productivity. *Oikos*, 2009, 118(1): 37—44.
- [80] Cadotte M W, Cardinale B J, Oakley T H. Evolutionary history and the effect of biodiversity on plant productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2008, 105(44): 17012—17017.
- [81] Pu Z, Daya P, Tan J, *et al.* Phylogenetic diversity stabilizes community biomass. *Journal of Plant Ecology*, 2014, 7(2): 176—187.
- [82] Wang Y F, Du J Q, Pang Z, *et al.* Unimodal productivity-biodiversity relationship along the gradient of multidimensional resources across Chinese grasslands. *National Science Review*, 2022, 9(12): nwac165.
- [83] Hagan J G, Vanschoenwinkel B, Gamfeldt L. We should not necessarily expect positive relationships between biodiversity and ecosystem functioning in observational field data. *Ecology Letters*, 2021, 24(12): 2537—2548.
- [84] Cardinale B J, Duffy J E, Gonzalez A, *et al.* Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 2012, 486(7401): 59—67.