•研究报告•

刈割强度对大针茅草原地上生物量 时间稳定性的影响

张 峰 郑佳华 赵萌莉* 陈大岭 杨 阳 乔荠琰 赵天启

(内蒙古农业大学草原与资源环境学院, 呼和浩特 010019)

摘要: 在草地刈割过程中, 群落地上生物量的时间稳定性与物种多样性及物种异步性关系密切。本文基于2014–2018年的野外刈割实验, 研究了围封(对照, 无刈割)、轻度(留茬8 cm)、中度(留茬5 cm)和重度(留茬2 cm)等不同刈割强度对内蒙古大针茅(*Stipa grandis*)典型草原地上生物量时间稳定性的影响。结果表明: (1)与围封相比, 刈割对群落时间稳定性无显著影响, 但对种群平均时间稳定性影响显著, 重度刈割处理的种群平均时间稳定性显著降低; 且种群平均时间稳定性与群落时间稳定性无显著相关关系, 表明这二者独立波动。(2)与围封相比, 重度刈割处理的物种丰富度显著降低, 但它与群落时间稳定性无显著相关关系, 表明物种丰富度不是群落地上生物量时间稳定性的主导因素; 此外, 重度刈割处理的群落抵抗力显著降低, 但也与群落时间稳定性无显著相关关系。(3)异步性与群落稳定性存在极显著正相关关系, 但刈割对异步性无显著影响, 故未造成群落稳定性显著变化。因此, 异步性可能是影响群落时间稳定性的主导效应之一, 在草地管理与利用过程中, 可从物种异步性角度来对草地稳定性进行评价。

关键词: 时间稳定性; 异步性; 功能群; 刈割; 留茬高度; 抵抗力

Effects of mowing intensity on temporal stability of aboveground biomass in the *Stipa grandis* steppe

Feng Zhang, Jiahua Zheng, Mengli Zhao*, Daling Chen, Yang Yang, Jirong Qiao, Tianqi Zhao

College of Grassland, Resource and Environment, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010019

Abstract: We conducted a mowing experiment between 2014 and 2018 to test the effects of different mowing intensity on the temporal stability of aboveground biomass in the *Stipa grandis* typical steppe in Inner Mongolia. Four mowing treatments were tested: enclosure (CK, no mowing), light mowing (stubble 8 cm), moderate mowing (stubble 5 cm) and heavy mowing (stubble 2 cm). We found that mowing had no significant effect on the temporal stability of the community compared with the enclosure, but it had a significant impact on the mean temporal stability of species. Under heavy mowing the mean temporal stability of species significantly decreased, and there was no significant correlation between the mean temporal stability of species and the temporal stability of community, indicating that these fluctuated independently. Compared with the enclosure (CK), species richness under heavy mowing reduced significantly, but had no significant correlation with community temporal stability, indicating that species richness was not the dominant factor in the temporal stability of community. In addition, the community resistance reduced significantly under heavy mowing but it also had no significant correlation with the temporal stability of the community. We found that there was a very significantly positive correlation between asynchrony and community temporal stability, but that mowing had no significant effect on asynchrony, so it did not cause significant changes in community stability. Therefore, asynchrony may be one of the dominant effects on the temporal stability of the community. In the process of grassland management and utilization, the stability of grassland could be evaluated from the perspective of species asynchrony.

Key words: temporal stability; asynchrony; functional groups; mowing; stubble height; resistance

收稿日期: 2019-12-23; 接受日期: 2020-07-02

基金项目: 内蒙古自治区科技计划(2019ZD008)和国家自然科学基金(31861143001)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: nmglmzh@126.com

由于物种丧失速度加剧造成生态系统稳定性及其功能受到严重影响,生物多样性对生态系统功能的影响已引起广泛关注(Baert et al, 2016)。时间稳定性(temporal stability)指非平衡或近平衡生态系统的功能稳定性(Tilman, 1999),通常利用生态系统功能如密度或生物量在时间尺度上的变异系数的倒数(inverse of variable coefficient, ICV)进行度量(Tilman, 1999; Cardinale et al, 2013; Gross et al, 2014)。许多研究表明,较高的生物多样性能维持较高的时间稳定性(Pimm, 1984; Jiang & Pu, 2009; Gross et al, 2014)。其中主要的潜在机制则是物种异步性,它通过影响种间竞争或对环境的不同响应成为生态系统稳定性的主要驱动力(Isbell et al, 2009)。在受到外界割草或放牧等干扰时,草地群落结构及稳定性发生变化,通过调节物种对干扰的不同响应方式来影响物种间异步性,从而影响其群落时间稳定性(Loreau & de Mazancourt, 2013)。

近年来,由于环境变化及放牧、打草等人为干扰致使草地生态系统结构及功能发生相应变化,造成物种非随机丧失(Isbell et al, 2013a)以及生态系统稳定状态的变化(Saccone et al, 2014),尤其是在干旱半干旱地区,不可持续的畜牧业生产方式被认为是生态系统稳定性下降和多样性丧失的最大驱动力(Ren et al, 2012);但生态系统稳定性的维持机制尚不明确(Hooper et al, 2005; Jiang et al, 2009; Grman et al, 2010)。如今,对稳定性的研究主要集中于多样性-稳定性的关系。有研究表明,物种多样性或物种丰富度增加能提高生态系统的功能及稳定性且能降低其变异性,故能增加其时间稳定性(Isbell et al, 2011, 2013b; Cardinale et al, 2013);但也有研究表明,多样性-稳定性不是简单的线性关系(Goodman, 1975),而可能存在于一个多样性阈值(King & Pimm, 1983),可能为饱和增加模式。物种多样性较低时,增加物种多样性可提高群落的稳定性,但当物种多样性达到一定程度时,物种多样性继续增加则对群落稳定性无明显促进作用(Grime, 1998)。群落由多个物种组成,不同物种均具有不同的属性,其对环境波动的反应方式(Loreau & de Mazancourt, 2013)或反应时间(Hector et al, 2010)不同。当受到外界干扰时,物种丰富度发生相应变化导致物种间竞争作用改变或对其环境的响应会造成种间协方差改变,进而产生异步性效应,使得种

间互补性动态对群落的稳定性造成一定影响(Yang et al, 2012; Mariotte et al, 2013)。刈割干扰不仅可以直接改变草地群落的物种多样性,还可与年度降水等气候因素共同对群落时间稳定性产生影响;此外,不同刈割强度会造成各物种对干扰的响应不同,进而产生异步性效应作用于群落时间稳定性,促使其发生变化。

本研究通过在大针茅(*Stipa grandis*)典型草原开展刈割实验,设置不同刈割留茬高度处理,基于2014–2018年5年的实验结果,对优势物种、功能群及群落地上生物量的时间稳定性进行分析,并对物种丰富度、异步性、种群平均时间稳定性及群落抵抗力进行相应分析,旨在对群落、功能群及种群等层次下时间稳定性及其内在机制进行分析,为草地进一步管理利用提供理论基础。本文试图回答以下几个问题:(1)不同刈割强度下,优势物种、功能群及群落时间稳定性有何变化?(2)刈割是否对物种丰富度及异步性造成影响,进而影响群落稳定性?

1 材料与方法

1.1 研究区概况

实验地位于内蒙古锡林郭勒盟锡林浩特市毛登牧场“43万亩生态保护区”(116°22'29" E, 44°25'29" N),海拔约1,000 m。该区属温带半干旱大陆性气候,干旱少雨,寒暑差异较大,年均气温约-0.3℃,年降水量在300 mm左右,无霜期90–115 d,≥10℃的年积温1,588℃左右。降水集中在6–8月,其中7月降水最多,1月最少。通过实地本底调查发现,实验区草地为大针茅典型草原,建群种为大针茅,优势种为糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)、知母(*Anemarrhena asphodeloides*)及羊草(*Leymus chinensis*),常见种还有双齿葱(*Allium bidentatum*)、猪毛菜(*Salsola collina*)、刺穗藜(*Chenopodium aristatum*)等。土壤主要为栗钙土、栗褐土,砂壤质地且沙粒性较重,含水量较低,有机质含量约2%–3%。

1.2 样地选择及实验方法

实验样地于2014年5月围建完成,面积为0.24 ha (60 m × 40 m)。设置围封(对照, CK, 无刈割)、轻度刈割(留茬8 cm)、中度刈割(留茬5 cm)和重度刈割(留茬2 cm) 4种处理;设置9个区组作为9次重复,各区组中4个处理随机排列;每个小区面

积为5 m × 3 m, 间隔1.5 m, 共计36个小区。每年于8月中旬(15–18日)使用割草机进行刈割处理1次。

在2014–2018年间, 每年8月中旬生物量高峰期时进行取样。由于小区面积相对较小, 故各小区均只设置1个1 m × 1 m样方, 次年在相邻处取样; 共36个样方。记录样方中出现的物种数, 并将其分种齐地面剪取, 于65℃烘箱中烘至恒重, 作为各物种地上生物量。在取样完成之后, 按照试验设计的相应刈割高度, 对未取样的小区部分进行刈割。

1.3 数据分析

1.3.1 功能群划分

根据白永飞和陈佐忠(2000)对植物生活型功能群的划分, 将所有物种分为多年生丛生禾草(perennial bunch grasses, PB), 多年生根茎禾草(perennial rhizome grasses, PR), 多年生杂类草(perennial forbs, PF), 一、二年生植物(annual & biennial plants, AB)及灌木、半灌木(shrubs & semi-shrubs, SS)。

1.3.2 指标计算

(1)物种丰富度: 以样方出现的物种数 S 表示(董世魁等, 2017)。

(2)时间稳定性用生态系统功能如密度或生物量在时间尺度上的变异系数的倒数(ICV)表示(Tilman, 1999):

$$ICV = \mu/\sigma \quad (1)$$

其中, μ 为地上生物量的时间平均值, σ 为地上生物量的时间标准差。ICV越大, 时间稳定性越高。

(3)异步性(asynchrony):

$$asynchrony = 1 - \varphi_b \quad (2)$$

$$\varphi_b = \frac{\sigma_{bT}^2}{(\sum_{i=1}^S \sigma_{bi})^2} \quad (3)$$

式中, σ_{bT}^2 是群落地上生物量的时间方差, σ_{bi} 是物种地上生物量时间上的标准差, S 是物种数。0 ≤ φ_b ≤ 1, φ_b 值越大, 表示同步性越强, 而异步性越弱。 $\varphi_b = 1$ 时表示物种波动完全同步; $\varphi_b = 0$ 时, 表示物种波动完全异步(王海东等, 2013)。

(4)抵抗力(resistance):

$$resistance = \ln(Bio_{Mi} / Bio_{CK}) \quad (4)$$

其中, 抵抗力是指植物群落生物量沿刈割强度梯度变化的相对速率, Bio_{Mi} 为第 i 个刈割处理下群落地上生物量, Bio_{CK} 为围封处理的群落地上生物量(王

海东等, 2013)。分析2014–2018年的群落抵抗力并进行均值化处理。

采用随机区组设计的两因素方差分析方法进行不同刈割处理效应的统计分析, 方差分析模型包括刈割和区组两个因素, 处理间的差异采用Duncan's法进行多重比较, 统计检验的显著水平以 $P \leq 0.05$ 为基准。所有分析通过SPSS 19.0软件完成。

2 结果

2.1 刈割对优势物种、功能群地上生物量的影响

对前4个优势物种地上生物量组成比例的分析表明, 不同刈割强度下大针茅、糙隐子草与羊草地上生物量比例无显著差异($P > 0.05$), 仅有知母在处理间存在差异($P < 0.05$)。围封处理群落中大针茅占据优势地位, 地上生物量占比为54.77%–62.51%, 糙隐子草为10.94%–15.03%, 知母10.08%–13.17%, 羊草4.95%–7.58%。与围封相比, 重度刈割处理下大针茅地上生物量比例降低8.25%, 羊草地上生物量降低2.26%。知母在中度刈割时地上生物量占比最高, 为17.91%, 显著高于轻度刈割时的10.31% ($P < 0.05$)。与围封相比, 刈割使得糙隐子草地上生物量占比增大, 中度刈割时达到最高, 为15.76%。对功能群地上生物量而言, 群落主要由多年生丛生禾草、根茎禾草和杂类草组成, 一、二年生植物及灌木、半灌木较少, 不同刈割强度下各功能群无显著差异($P > 0.05$), 但随着刈割强度增加, 多年生丛生禾草和根茎禾草逐渐降低, 而多年生杂类草逐渐增加; 与围封相比, 重度刈割处理下, 多年生丛生禾草和根茎禾草分别降低6.89%和2.26%, 多年生杂类草占比增加6.18%; 与围封相比, 轻度与重度刈割处理下, 一、二年生植物占比分别增加4.32%和2.99% (图1)。

2.2 刈割对群落、功能群及优势物种地上生物量时间稳定性的影响

2014–2018年群落、功能群及优势物种地上生物量时间稳定性分析结果表明, 无论是在种群层次还是在功能群与群落层次上, 地上生物量的时间稳定性均无显著差异($P > 0.05$) (图2)。

2.3 刈割对异步性、群落抵抗力、种群平均时间稳定性及物种丰富度的影响

不同刈割强度下异步性、群落抵抗力、种群平均时间稳定性及物种丰富度分析结果表明, 与围封

图1 不同刈割强度下优势物种(A)及功能群(B)地上生物量的比例。CK: 对照, 围封不刈割; LM: 轻度刈割; MM: 中度刈割; HM: 重度刈割。不同字母表示差异显著; NS: 不显著。

Fig. 1 Aboveground biomass ratio of dominant species (A) and functional groups (B) to total aboveground biomass under different mowing intensity. CK, Control, enclosure and not mowing; LM, Light mowing; MM, Moderate mowing; HM, Heavy mowing. Different letters indicate significant difference; NS, Not significant.

图2 不同刈割强度下群落(A)、功能群(B-F)及优势物种(G-J)地上生物量的时间稳定性($n = 9$)。CK: 对照, 围封不刈割; LM: 轻度刈割; MM: 中度刈割; HM: 重度刈割; NS: 不显著。

Fig. 2 Temporal stability of community (A), functional groups (B-F), and dominant species (G-J) aboveground biomass under different mowing intensity ($n = 9$). CK, Control, enclosure and not mowing; LM, Light mowing; MM, Moderate mowing; HM, Heavy mowing; NS, Not significant.

相比, 轻度与中度刈割处理下物种丰富度无显著变化($P > 0.05$), 并略有增加; 但与围封相比, 重度刈割处理下物种丰富度显著减少($P < 0.05$), 约减少

3.1种。各处理下异步性均小于1, 表明各处理下均存在异步性, 但相互间无显著差异($P > 0.05$), 异步性范围处于0.75–0.83之间。与围封相比, 轻度刈割

图3 不同刈割强度下异步性(A)、群落抵抗力(B)、物种平均时间稳定性(C)和物种丰富度(D)。CK: 对照, 围封不刈割; LM: 轻度刈割; MM: 中度刈割; HM: 重度刈割。不同字母表示差异显著($n = 9$); NS: 不显著。

Fig. 3 Asynchrony (A), community resistance (B), mean temporal stability of species (C), and species richness (D) under different mowing intensity. CK, Control, enclosure and not mowing; LM, Light mowing; MM, Moderate mowing; HM, Heavy mowing. Different letters indicate significant difference ($n = 9$); NS: Not significant.

处理下群落抵抗力有所增加($P > 0.05$), 中度刈割处理下有所下降($P > 0.05$), 而重度刈割处理下群落抵抗力显著降低($P < 0.05$)。物种平均时间稳定性分析结果表明, 与围封相比, 轻度与中度刈割处理下略有增加($P > 0.05$), 重度刈割处理下显著降低($P < 0.05$); 而不同处理间群落时间稳定性无显著差异($P > 0.05$) (图3)。

2.4 异步性、群落抵抗力、种群平均时间稳定性及物种丰富度与群落时间稳定性间的关系

通过对异步性、群落抵抗力、种群平均时间稳定性及物种丰富度与群落地上生物量时间稳定性进行回归分析发现, 群落抵抗力、种群平均时间稳定性及物种丰富度与群落地上生物量的时间稳定性均无显著相关性(分别为 $R^2 = 0.04$, $P = 0.25$; $R^2 = 0.07$, $P = 0.21$; $R^2 = 0.04$, $P = 0.31$); 而异步性与群落地上生物量的时间稳定性呈极显著正相关关系($R^2 = 0.64$, $P < 0.01$) (图4)。

3 讨论

本研究结果表明, 刈割并没有直接驱动群落时间稳定性的变化, 不同刈割强度下大针茅草原群落、功能群及优势种的时间稳定性均未发生变化; 但重度刈割处理下物种丰富度降低。郭成龙(2017)

在青藏高原对高寒草甸进行刈割和施肥实验的研究结果表明, 刈割显著增加了高寒草甸群落的时间稳定性; 王海东等(2013)对高寒草甸进行刈割和施肥实验及姚天华等(2016)对高寒草甸群落稳定性的研究也与上述结果相同。但其机制均是由于刈割之后造成群落物种竞争释放, 使得物种多样性增加(Bakker & Olff, 2003), 进而使群落稳定性增加。Hooper等(2005)研究生物多样性对生态系统功能影响的结果表明刈割等长期扰动对物种多样性或丰富度有显著影响; Shi等(2015)在北美高草原的长期刈割实验结果表明刈割处理使得物种丰富度增加, 潘石玉等(2015)对高寒草甸刈割与施肥处理下的功能多样性与地上净初级生产力的研究也表明, 刈割之后大量空间得以释放, 使得物种多样性或丰富度增加。Bakker和Olff (2003)对草地底层植物的研究也表明, 刈割降低了物种对光资源的竞争, 使得生存空间及资源再分配进而导致物种多样性增加。并且刈割干扰下优势种对非优势种的竞争有所缓解, 冠层辐射的改善使得幼苗可建植、生长, 以增加物种丰富度(Collins et al, 1998)。本研究发现, 重度刈割处理使得物种丰富度降低, 但群落地上生物量并未改变, 仅有优势种知母的地上生物量占比发生变化。本研究地上生物量占比的结果表明, 多

图4 异步性(A)、群落抵抗力(B)、种群平均时间稳定性(C)及物种丰富度(D)与群落时间稳定性间的关系($n = 36$)

Fig. 4 Relationships of community temporal stability with asynchrony (A), community resistance (B), species mean temporal stability (C), and species richness (D) ($n = 36$)

年生丛生禾草对群落地上生物量贡献较大, 但该功能群及其优势物种的时间稳定性均无改变。群落地上生物量不一定取决于多样性(Waide et al, 1999; Adler et al, 2011; Grace et al, 2016)。有研究表明, 优势物种在调节生态系统稳定性中起着关键的作用(Smith & Knapp, 2003; Wilsey & Martin, 2015); 优势物种或功能群而非稀有物种能有效维持生态系统功能(Longo et al, 2013; Winfree et al, 2015)。对物种进行清除实验发现, 主要功能群可以减轻其他功能群的损失, 因此物种多样性的影响可能微不足道(Grace et al, 2007; Pan et al, 2016; Winfree et al, 2015)。如质量比假说(mass ratio hypothesis) (Grime, 1998; Smith & Knapp, 2003; Sandau et al, 2016)认为, 群落中主要的功能群对生物量和丰富度的贡献不成比例。功能群之间的补偿能力可以减轻它们对刈割强度影响的负面反应, 减少生物量生产的变化, 从而在短期内保持草地生态系统的动态稳定性。但本研究表明, 优势物种的时间稳定性均不受刈割强度的显著影响。通常, 在群落控制实验中可发现正相关的多样性-稳定性模式(Cardinale et al, 2006; Gross et al, 2014); 但在天然草地中, 没有一致的多样性-稳定性关系(Adler et al, 2011)。其他生态因素如气候变化和有限的养分资源, 可能是更关键的驱动因素(Hautier et al, 2014; Xu et al, 2015)。本研究发

现, 物种丰富度对刈割存在响应, 造成物种数降低, 但其群落时间稳定性却对刈割强度变化没有响应; 也可说明物种丰富度与群落时间稳定性不存在较强的响应模式, 或物种丰富度变化尚不足以引起群落时间稳定性改变。

物种异步性是由物种对环境条件的独特反应所驱动, 是了解生态系统稳定性的重要机制(Hautier et al, 2014)。本研究中, 群落地上生物量的时间稳定性对刈割干扰没有反应, 这似乎暗示着地上生物量独立于刈割之外的时间稳定性。然而, 对不同刈割强度下的异步性分析结果表明刈割对异步性无显著影响, 但对异步性-群落时间稳定性分析发现, 异步性与群落时间稳定性之间存在显著促进关系。本实验预设是较大的刈割强度会降低物种丰富度, 进而降低群落时间稳定性。然而, 本研究结果不能证实刈割干扰下, 时间稳定性是由物种多样性丧失而引起的, 反而可证实物种异步性与时间稳定性存在正向促进模式; 但物种异步性对刈割干扰不产生响应, 可能是由于本实验研究时间较短, 在5年短期连续刈割下, 物种之间的异步性尚未发生改变。若继续进行刈割处理, 可能引起不同刈割干扰下物种间异步性产生差异, 从而造成时间稳定性发生改变。

本文基于5年的短期刈割实验发现, 刈割对地

上生物量的时间稳定性无显著影响; 大针茅典型草原地上生物量的时间稳定性主要与不同干扰下不同植物物种的异步性有关, 但不同刈割强度下大针茅典型草原的物种异步性均无显著差异。刈割对物种丰富度、群落抵抗力有显著影响, 重度刈割显著降低了植物物种丰富度和群落抵抗力; 但大针茅典型草原地上生物量的时间稳定性与物种丰富度及群落抵抗力无关。在草地管理与利用过程中, 可从物种异步性角度对草地稳定性进行相关评价。

参考文献

- Adler PB, Seabloom EW, Borer ET, Hillebrand H, Hautier Y, Hector A, Harpole WS, O'Halloran LR, Grace JB, Anderson TM, Bakker JD (2011) Productivity is a poor predictor of plant species richness. *Science*, 333, 1750–1753.
- Baert JM, De Laender F, Sabbe K, Janssen CR (2016) Biodiversity increases functional and compositional resistance, but decreases resilience in phytoplankton communities. *Ecology*, 97, 3433–3440.
- Bai YF, Chen ZZ (2000) Effects of long-term variability of plant species and functional groups on stability of a *Leymus chinensis* community in the Xilin River basin, Inner Mongolia. *Acta Phytocologica Sinica*, 24, 641–647. (in Chinese with English abstract) [白永飞, 陈佐忠 (2000) 锡林河流域羊草草原植物种群和功能群的长期变异性及其对群落稳定性的影响. *植物生态学报*, 24, 641–647.]
- Bakker ES, Olff H (2003) Impact of different-sized herbivores on recruitment opportunities for subordinate herbs in grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 14, 465–474.
- Cardinale BJ, Srivastava DS, Duffy JE, Wright JP, Downing AL, Sankaran M, Jouseau C (2006) Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature*, 443, 989–992.
- Cardinale BJ, Gross K, Fritschie K, Flombaum P, Fox JW, Rixen C, Ruijven JV, Reich PB, Scherer-Lorenzen M, Brian J, Wilsey BJ (2013) Biodiversity simultaneously enhances the production and stability of community biomass, but the effects are independent. *Ecology*, 94, 1697–1707.
- Collins SL, Knapp AK, Briggs JM, Blair JM, Steinauer EM (1998) Modulation of diversity by grazing and mowing in native tall grass prairie. *Nature*, 280, 745–747.
- Dong SK, Tang L, Zhang XF, Liu SL, Liu QR, Su XK, Zhang Y, Wu XY, Zhao ZZ, Li Y, Sha W (2017) Relationship between plant species diversity and functional diversity in alpine grasslands. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 1472–1483. (in Chinese with English abstract) [董世魁, 汤琳, 张相锋, 刘世梁, 刘全儒, 苏旭坤, 张勇, 武晓宇, 赵珍珍, 李钰, 沙威 (2017) 高寒草地植物物种多样性与功能多样性的关系. *生态学报*, 37, 1472–1483.]
- Goodman D (1975) The theory of diversity-stability relationships in ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 50, 237–266.
- Grace JB, Anderson TM, Seabloom EW, Borer ET, Adler PB, Harpole WS, Hautier Y, Hillebrand H, Lind EM, Pärtel M, Bakker JD (2016) Integrative modelling reveals mechanisms linking productivity and plant species richness. *Nature*, 529, 390–393.
- Grace JB, Anderson TM, Seabloom EW, Borer ET, Adler PB, Harpole WS, Hautier Y, Hillebrand H, Lind EM, Pärtel M, Bakker JD (2007) Does species diversity limit productivity in natural grassland communities. *Ecology Letters*, 10, 680–689.
- Grime JP (1998) Benefits of plant diversity to ecosystems: Immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86, 902–910.
- Grman E, Lau JA, Schoolmaster DR, Gross KL (2010) Mechanisms contributing to stability in ecosystem function depend on the environmental context. *Ecology Letters*, 13, 1400–1410.
- Gross K, Cardinale BJ, Fox JW, Gonzalez A, Loreau M, Wayne Polley H, Reich PB, van Ruijven J (2014) Species richness and the temporal stability of biomass production: A new analysis of recent biodiversity experiments. *The American Naturalist*, 183, 1–12.
- Guo CL (2017) Clipping and Fertilizing Disturbances on the Temporal Stability and Its Maintenance Mechanisms in Alpine Meadow. PhD dissertation, Shaanxi Normal University, Xi'an. (in Chinese with English abstract) [郭成龙 (2017) 刈割和施肥扰动下青藏高原高寒草甸群落的时间稳定性及其维持机制. 博士学位论文, 陕西师范大学, 西安.]
- Hautier Y, Seabloom EW, Borer ET, Adler PB, Harpole WS, Hillebrand H, Lind EM, MacDougall AS, Stevens CJ, Bakker JD, Buckley YM (2014) Eutrophication weakens stabilizing effects of diversity in natural grasslands. *Nature*, 508, 521–525.
- Hector A, Hautier Y, Saner P, Wacker L, Bagchi R, Joshi J, Scherer-Lorenzen M, Spehn EM, Bazeley-White E, Weilenmann M, Caldeira MC (2010) General stabilizing effects of plant diversity on grassland productivity through population asynchrony and overyielding. *Ecology*, 91, 2213–2220.
- Hooper DU, Chapin FS, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton JH, Lodge DM, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Setälä H, Symstad AJ, Vandermeer J, Wardle DA, Schmid B (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75, 3–35.
- Isbell FI, Polley HW, Wilsey BJ (2009) Biodiversity, productivity and the temporal stability of productivity: Patterns and processes. *Ecology Letters*, 12, 443–451.
- Isbell F, Calcagno V, Hector A, Connolly J, Harpole WS, Reich PB, Scherer-Lorenzen MB, Schmid D, Tilman JV,

- Ruijven A, Weigelt BJ, Wilsey ES, Zavaleta, Weigelt A (2011) High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature*, 477, 199.
- Isbell F, Reich PB, Tilman D, Hobbie SE, Polasky S, Binder S (2013a) Nutrient enrichment, biodiversity loss, and consequent declines in ecosystem productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 110, 11911–11916.
- Isbell F, Tilman D, Polasky S, Binder S, Hawthorne P (2013b) Low biodiversity state persists two decades after cessation of nutrient enrichment. *Ecology Letters*, 16, 454–460.
- Jiang L, Pu ZC (2009) Different effects of species diversity on temporal stability in single-trophic and multitrophic communities. *The American Naturalist*, 174, 651–659.
- Jiang L, Joshi H, Patel SN (2009) Predation alters relationships between biodiversity and temporal stability. *The American Naturalist*, 173, 389–399.
- King AW, Pimm SL (1983) Complexity, diversity, and stability: A reconciliation of theoretical and empirical results. *The American Naturalist*, 122, 229–239.
- Longo G, Seidler TG, Garibaldi LA, Tognetti PM, Chaneton EJ (2013) Functional group dominance and identity effects influence the magnitude of grassland invasion. *Journal of Ecology*, 101, 1114–1124.
- Loreau M, de Mazancourt C (2013) Biodiversity and ecosystem stability: A synthesis of underlying mechanisms. *Ecology Letters*, 16, 106–115.
- Mariotte P, Vandenbergh C, Kardol P, Hagedorn F, Buttler A (2013) Subordinate plant species enhance community resistance against drought in semi-natural grasslands. *Journal of Ecology*, 101, 763–773.
- Pan Q, Tian D, Naeem S, Auerswald K, Elser JJ, Bai Y, Huang J, Wang Q, Wang H, Wu J, Han X (2016) Effects of functional diversity loss on ecosystem functions are influenced by compensation. *Ecology*, 97, 2293–2302.
- Pan SY, Kong BB, Yao TH, Wei XH, Li YN, Zhu ZH (2015) Effects of clipping and fertilizing on the relationship between functional diversity and aboveground net primary productivity in an alpine meadow. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 867–877. (in Chinese with English abstract) [潘石玉, 孔彬彬, 姚天华, 卫欣华, 李英年, 朱志红 (2015) 刈割和施肥对高寒草甸功能多样性与地上净初级生产力关系的影响. *植物生态学报*, 39, 867–877.]
- Pimm SL (1984) The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, 307, 321–326.
- Ren H, Schönbach P, Wan H, Gierus M, Taube F (2012) Effects of grazing intensity and environmental factors on species composition and diversity in typical steppe of Inner Mongolia, China. *PLoS ONE*, 7, e25180.
- Saccone P, Pyykkonen T, Eskelinen A, Virtanen R (2014) Environmental perturbation, grazing pressure and soil wetness jointly drive mountain tundra toward divergent alternative states. *Journal of Ecology*, 102, 1661–1672.
- Sandau N, Fabian Y, Bruggisser OT, Rohr RP, Naisbit RE, Kehrli P, Aebi A, Bersier LF (2016) The relative contribution of species richness and species composition to ecosystem functioning. *Oikos*, 126, 782–791.
- Shi Z, Sherry R, Xu X, Hararuk O, Souza L, Jiang LF, Xia JY, Liang JY, Luo YQ (2015) Evidence for long-term shift in plant community composition under decadal experimental warming. *Journal of Ecology*, 103, 1131–1140.
- Smith MD, Knapp AK (2003) Dominant species maintain ecosystem function with non-random species loss. *Ecology Letters*, 6, 509–517.
- Tilman D (1999) The ecological consequences of changes in biodiversity: A search for general principles. *Ecology*, 80, 1455–1474.
- Waide RB, Willig MR, Steiner CF, Mittelbach G, Gough L, Dodson SI, Juday GP, Parmenter R (1999) The relationship between productivity and species richness. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 30, 257–300.
- Wang HD, Zhang LL, Zhu ZH (2013) Effects of clipping and fertilizing on the relationships between species diversity and ecosystem functioning and mechanisms of community stability in alpine meadow. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 279–295. (in Chinese with English abstract) [王海东, 张璐璐, 朱志红 (2013) 刈割、施肥对高寒草甸物种多样性与生态系统功能关系的影响及群落稳定性机制. *植物生态学报*, 37, 279–295.]
- Wilsey BJ, Martin LM (2015) Top-down control of rare species abundances by native ungulates in a grassland restoration. *Restoration Ecology*, 23, 465–472.
- Winfree R, Fox JW, Williams NM, Reilly JR, Cariveau DP (2015) Abundance of common species, not species richness, drives delivery of a real-world ecosystem service. *Ecology Letters*, 18, 626–635.
- Xu Z, Ren H, Li MH, van Ruijven J, Han X, Wan S, Li H, Yu Q, Jiang Y, Jiang L (2015) Environmental changes drive the temporal stability of semi-arid natural grasslands through altering species asynchrony. *Journal of Ecology*, 103, 1308–1316.
- Yang H, Jiang L, Li L, Li A, Wu M, Wan S (2012) Diversity-dependent stability under mowing and nutrient addition: Evidence from a 7-year grassland experiment. *Ecology Letters*, 15, 619–626.
- Yao TH, Zhu ZH, Li YN, Pan SY, Kong BB, Wei XH, Du JL (2016) Effects of functional diversity and functional redundancy on the community stability of an alpine meadow. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 1547–1558. (in Chinese with English abstract) [姚天华, 朱志红, 李英年, 潘石玉, 孔彬彬, 卫欣华, 杜家丽 (2016) 功能多样性和功能冗余对高寒草甸群落稳定性的影响. *生态学报*, 36, 1547–1558.]

(责任编辑: 王岭 责任编辑: 黄祥忠)