

草地和荒漠生态系统服务功能的形成与调控机制

白永飞^{1*} 黄建辉¹ 郑淑霞¹ 潘庆民¹ 张丽霞¹ 周华坤² 徐海量³ 李玉霖⁴
马 健³

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中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810008; ³中国科学院新疆生态与地理研究所, 乌鲁木齐 830011; ⁴中国科学院寒区旱区环境与工程研究所, 兰州 730000

摘 要 生态系统服务功能的形成和维持机制是近年来生态学研究热点领域。该文从生态系统服务功能的概念与内涵入手, 分析了生态系统服务功能研究的科学前沿和热点领域, 重点介绍了草地和荒漠生态系统服务功能形成与调控机制联网研究的思路、关键科学问题、研究目标、实验设计、观测指标体系, 以及联网研究取得的重要进展。在此基础上, 对未来草地和荒漠生态系统服务功能研究的重点进行了展望。

关键词 荒漠, 联网实验研究, 草地, 生态系统服务功能

Drivers and regulating mechanisms of grassland and desert ecosystem services

BAI Yong-Fei^{1*}, HUANG Jian-Hui¹, ZHENG Shu-Xia¹, PAN Qing-Min¹, ZHANG Li-Xia¹, ZHOU Hua-Kun², XU Hai-Liang³, LI Yu-Lin⁴, and MA Jian³

¹State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; ²Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China; ³Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Ürümqi 830011, China; and ⁴Cold and Arid Regions Environmental and Engineering Research Institute, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China

Abstract

Examining the drivers and regulating mechanisms of multiple ecosystem services has emerged as a central issue in ecology in recent years. In this paper, we start with the definition of ecosystem services, recent progresses and research priorities in the field. Then, we propose an experimental network to examine the key drivers of ecosystem services and relationships among multiple ecosystem services across grassland and desert ecosystems in northern China. The research network include conceptual diagram, research questions and objectives, field experimental design, ecosystem properties and processes observed across four grassland and desert sites. We review the major findings from the experimental network and future research directions in grassland and desert ecosystem services.

Key words desert, experimental network, grassland, ecosystem services

草地是地球上分布面积最大的一个陆地生态系统, 世界草地总面积为52.5亿hm², 约占地球陆地总面积的40.5% (不包括格陵兰岛和南极), 贮存了陆地生态系统总碳量的34%, 其中, 约71%的碳贮存在植物根系和土壤中(White *et al.*, 2000)。草地生态系统不仅为人类提供了肉、奶、皮、毛等具有直接经济价值的产品, 同时具有维持大气组分的相对恒定、改善气候、维系生物基因库、固定CO₂、保持水土、抚育和传承多民族文化等极其重要的服务功能(中华人民共和国农业部兽医司和全国畜牧兽医总站, 1996; Sala & Paruelo, 1997; White *et al.*,

2000)。

我国是草地资源大国, 拥有草地总面积近4亿hm², 约占国土总面积的41.7% (中华人民共和国农业部兽医司和全国畜牧兽医总站, 1996)。据统计, 我国草地上生长的饲用植物共246科1 545属6 704种, 有毒植物49科152属731种, 构成了我国野生植物, 特别是耐旱、耐寒、耐盐和药用植物最重要的种质资源基因库(中华人民共和国农业部兽医司和全国畜牧兽医总站, 1996)。根据中国草地分类系统, 我国天然草地划分为18个大类, 其中, 广泛分布于我国北方的温性草原(温性草甸草原、温性典型草

原、温性荒漠草原)、高寒草原(高寒草甸草原、高寒典型草原、高寒荒漠草原)、草甸(低地草甸、山地草甸、高寒草甸)和荒漠(温性荒漠、高寒荒漠)等类型占全国草地总面积的66%,构成了我国天然草地的主体部分,是我国北方地区重要的绿色生态安全屏障,同时也是黄河、长江、澜沧江、滦河等主要江河的发源地和水源涵养区(中华人民共和国农业部兽医司和全国畜牧兽医总站, 1996)。目前,我国90%左右的草地处于不同程度的退化之中,其中严重退化草地占60%以上(国家环保总局, 2006)。人为因素(过度放牧、开垦)、气候因素(干旱等极端气候)、国家投入不足和牧区政策偏差是导致我国草地大面积退化的主要原因(韩俊, 2011)。许多研究表明,长期过度放牧是导致草地退化的最主要因素。过度放牧使植被覆盖度和初级生产力降低,生物多样性减少(White *et al.*, 2000; Schönbach *et al.*, 2011),土壤养分和水分保持能力下降,土壤侵蚀和水土流失加剧(Steffens *et al.*, 2008; Reszkowska *et al.*, 2011),对气候变化的敏感性增强,严重地影响了不同时空尺度上的生态系统功能,加速了草地的退化演替,从而使草地的生态服务功能日益衰减,虫鼠害和沙尘暴等灾害频繁发生,严重威胁着我国北方及其周边地区的生态安全(国家环保总局, 2006; 韩俊, 2011)。同时,长期的人类活动干扰和气候变化也是导致荒漠生态系统服务功能下降的重要原因(Reynolds & Stafford Smith, 2002; 慈龙骏, 2005; 张永民和赵士洞, 2008)。因此,开展草地生态系统服务功能研究,阐明生态系统服务功能对人类活动干扰和气候波动的响应与适应机制,揭示草地退化和服务功能降低的直接和间接驱动因子,对于恢复退化草地,提升草地的生态服务功能,具有重要的理论和实践意义。

1 草地生态系统服务功能的概念与内涵

生态系统服务功能是指生态系统提供的用以实现和维持人类生存与发展的环境条件和过程(Daily, 1997),是人类从生态系统获得的惠益(Millennium Ecosystem Assessment, 2005),是人类赖以生存和发展的基础(de Groot *et al.*, 2002)。生态系统服务功能分为四大类:支持服务(养分循环、土壤形成、初级生产等)、供给服务(食物、淡水、木

材和纤维、燃料等)、调节服务(调节气候、调节淡水、控制疾病)、文化服务(美学、精神、教育、消遣等)(Millennium Ecosystem Assessment, 2005)。关于草地(grassland),学术界有着多个不同的定义,可以概括为两大类,即狭义的草地和广义的草地。狭义的草地等同于植被分类中的草原。联合国教科文组织将草地定义为“由草本植物所覆盖的陆地部分,灌木和乔木的覆盖度<10%”(Suttie *et al.*, 2005)。《牛津植物科学辞典》将草地定义为“水分条件可以满足禾本科草本植物的生长,但气候和人为因素阻止了乔木的生长,是介于森林和荒漠之间的一种植被类型,长期依靠放牧或火来维持”(Allaby, 1998)。《中国植被》一书中,将草原定义为“由耐寒的旱生多年生草本植物为主(有时为旱生小半灌木)组成的植物群落”(中国植被编辑委员会, 1980)。而广义的草地是从农学范畴进行定义的。按照《世界资源报告1987》和联合国粮农组织(FAO)的定义,草地是指可以用于放牧或割草的土地,包括:天然放牧地、长久休闲地、5年以上生产草本饲料作物的耕地、疏林地、矮木林、疏灌丛、荒漠、冻原、沿海滩涂、湿地沼泽和草甸”(International Institute for Environment and Development and World Resources Institute, 1987)。《中国草地资源》一书采用了与FAO类似的概念,将草地定义为“草本和木本饲用植物与其所着生的土地构成的具有多种功能的自然综合体”(中华人民共和国农业部兽医司和全国畜牧兽医总站, 1996)。草地生态系统服务功能的本质特征体现为生态功能和生产功能(de Groot *et al.*, 2002)。生态功能指其生境、生物学性质和生态过程,为赖以生存的生命系统提供环境条件,包括气候调节、养分循环与贮存、固定CO₂、释放O₂、消减SO₂、水源涵养、土壤形成、侵蚀控制、废物处理、滞留沙尘和生物多样性维持等方面(Sala & Paruelo, 1997; White *et al.*, 2000; 刘兴元等, 2011)。生产功能是为生命系统提供各种消费资源,包括家畜生产、牧草产品和药用植物等,对支撑畜牧业发展具有重要的作用。长期以来,我国在畜牧业生产中过度利用草地的生产功能,而忽视了草地的生态功能,造成了超载过牧、人-草-畜关系失衡和草地的大面积退化,并诱发了沙尘暴、荒漠化等生态灾难(国家环保总局, 2006; 韩俊, 2011)。

2 生态系统服务功能研究的科学前沿和热点领域

近年来, 生态系统服务功能研究已成为国际生态学研究的前沿和热点。国际上围绕生态系统服务功能的内涵和类型划分, 生态系统服务功能的现状、受威胁程度和变化趋势评估, 服务价值化评估, 以及服务功能的关键驱动因子与相互作用机制等方面开展了大量的研究工作(Daily, 1997; Daily *et al.*, 2000; Kremen, 2005; Millennium Ecosystem Assessment, 2005; Bennett *et al.*, 2009; Perrings *et al.*, 2010; Chisholm & Wintle 2012; Bateman *et al.*, 2013)。目前, 生态系统服务功能研究的科学前沿和热点领域包括以下4个方面:

2.1 生态系统服务功能的关键驱动因子及多个服务功能之间的相互作用机制是生态系统服务功能研究的科学前沿

生态系统为人类的生存和发展提供了多种服务, 包括支持服务、供给服务、调节服务和文化服务等。许多研究表明, 人类对一些服务功能的过度利用(例如供给服务)可能会导致另一些服务功能(如支持和调节服务)的显著下降、衰退甚至丧失, 特别是当许多服务功能之间存在非线性关系时, 其变化更加难以预测(Millennium Ecosystem Assessment, 2005)。揭示管理措施(如放牧、割草、施肥)和环境变化是如何对生态系统的多个服务功能产生影响, 以及多个生态系统服务功能之间的关系与相互作用机制是当前生态系统服务功能研究的科学前沿(Carpenter *et al.*, 2006; Bennett *et al.*, 2009; Perrings *et al.*, 2010)。在草地生态系统中, 定量评估初级生产力、碳固定、防风固沙、保持水土和生物多样性维持功能之间的相互依赖性(interdependency)、弹性(resilience)和权衡关系(tradeoff), 可以帮助我们深入理解各种服务功能之间的依存关系及其生态学机制, 同时为草地资源的保护、管理和可持续利用提供详实的科学依据。

2.2 生态系统“结构 - 过程 - 服务”的相互作用机理及其反馈与调控机制是当前生态系统服务功能研究的热点

生态系统服务依赖于生态系统的结构和过程, 土地利用变化、气候变化和管理措施通过改变生态系统的结构和过程而影响其服务功能(Bennett *et al.*, 2009; Carpenter *et al.*, 2009)。进入后千年生态系统

评估时代, 基于不同区域和生态系统类型的比较研究, 揭示生态系统“结构 - 过程 - 服务”的相互作用机理及其反馈调节机制, 成为当前乃至今后若干年内生态系统服务功能研究的热点领域(Palmer *et al.*, 2004; Carpenter *et al.*, 2006, 2009; 傅伯杰等, 2009; Fu *et al.*, 2013)。

2.3 生态系统服务的尺度特征与多尺度关联是生态系统服务功能研究的重点和难点

生态系统服务功能的形成依赖于一定的时间和空间尺度上的生态系统结构与过程, 只有在特定的时空尺度上才能表现其显著的主导作用和效果(Peterson & Parker, 1998; Millennium Ecosystem Assessment, 2005; 傅伯杰等, 2009; Perrings *et al.*, 2010; Scholes *et al.*, 2013)。近年来, 对生态系统服务功能的时空特征、尺度效应和多尺度关联的研究已引起越来越多的关注(Power, 2010; Dearing *et al.*, 2012; Quijas *et al.*, 2012; Seppelt *et al.*, 2013)。

2.4 生物多样性与生态系统服务功能的关系是生态系统服务功能研究的重要内容

生物多样性与生态系统服务功能的关系成为近20年来全球范围内备受关注的重要领域, 是生态研究的热点(Sala *et al.*, 2000; Loreau & Hector, 2001; Hooper *et al.*, 2005; Reiss *et al.*, 2009; Midgley, 2012; Turnbull *et al.*, 2012)。尽管国内外学者围绕生物多样性与生态系统服务功能开展了大量研究, 但由于两者的关系非常复杂, 目前仍存在着很大的不确定性(Kremen, 2005; 傅伯杰等, 2009; Feld *et al.*, 2010; Bullock *et al.*, 2011; Isbell *et al.*, 2011; Perrings *et al.*, 2011; Larigauderie *et al.*, 2012; Fu *et al.*, 2013)。生物多样性与生态系统服务功能的实验研究是阐明生物多样性与生态系统服务功能关系的重要手段(Mertz *et al.*, 2007; 傅伯杰等, 2009; Geijzendorffer & Roche, 2013; Vihervaara *et al.*, 2013)。在草地生态系统中, 依托大型野外控制实验平台, 结合长期实验观测数据, 从植物、动物和土壤微生物3个营养级水平, 研究植物多样性、食草动物和土壤微生物之间的相互作用, 及其对生态系统过程与服务功能的反馈与调控机制, 进而阐明生物多样性与生态系统生产力、稳定性和养分、水分保持能力等服务功能的内在联系, 是草地生态系统生物多样性与服务功能关系研究的重要领域(Sala *et al.*, 2000; Reiss *et al.*, 2009)。

3 草地和荒漠生态系统服务功能形成与调控机制联网研究

在国家重点基础研究发展计划(“973”)项目“中国主要类型生态系统服务功能与生态安全”第二课题“草地和荒漠生态系统服务功能形成与调控机理”的资助下,我们选择我国典型草原、高寒草甸、沙化草地和荒漠的代表性类型为对象,依托4个国家野外科学观测研究站,建立了联网研究实验平台,采用统一的实验设计、统一的观测内容与指标和统一的实验研究方法,开展了水分、养分和动物采食及其耦合作用对生态系统过程和服务功能调控机制的研究。开展联网实验研究的4个国家野外科学观测研究站包括:位于青海省海北藏族自治州门源回族自治县的青海海北高寒草地生态系统国家野外科学观测研究站(海北站, 101°19' E, 37°37' N), 位于内蒙古自治区通辽市奈曼旗的内蒙古奈曼农田生态系统国家野外科学观测研究站(奈曼站, 120°42' E, 42°55' N), 位于内蒙古自治区锡林郭勒盟锡林浩特市的内蒙古锡林郭勒草原生态系统国家野外科学观测研究站(内蒙古站, 116°42' E, 43°38' N), 以及位于新疆维吾尔自治区阜康市的新疆阜康荒漠生态系统国家野外科学观测研究站(阜康站, 87°93' E, 44°29' N)(图1)。

3.1 拟回答的关键科学问题和研究目标

本联网实验研究拟回答的关键科学问题包括:(1)沿水分梯度,降水量及其季节分配是如何影响草地和荒漠生态系统结构与功能的?(2)多种限制性养分(氮(N)、磷(P)、钾(K))是如何并在多大程度上影响生态系统生物多样性、初级生产力和服务功能的?其主要调控机制是什么?(3)沿不同的组织水平和空间尺度,水分与养分的耦合作用是如何自下而上地影响生态系统过程和服务功能的?(4)水分、养分和动物采食是如何影响生态系统各组分(植物地上部分、凋落物、植物根系、土壤和土壤微生物)之间的化学计量关系的?不同组分之间相互作用的强度有多大?它们是如何对生态系统格局、过程和服务功能进行调控的?

联网研究的目标为:通过草地和荒漠生态系统关键限制因子的联网实验研究,揭示水分、养分和动物采食及其耦合作用对生态系统结构与功能的多营养级水平和多尺度调控机理,阐明生态系统结构、过程和服务功能之间的内在联系及其对放牧和环境扰动的响应与适应机制。

3.2 实验设计

联网实验包括3个养分(N、P、K)添加处理,每种养分设2个水平(添加和对照),采用三因子设计,共8个处理;实验还包括1个草食动物剔除处理,2个水平(N、P、K添加和完全对照),共2个处理,合计10个处理。N、P、K添加处理分别为10 g N·m⁻²(施用72.9 g·m⁻² CaNO₃)、10 g P·m⁻²(施用44.4 g·m⁻² Ca(H₂PO₄)₂·H₂O)和10 g K·m⁻²(施用48.2 g·m⁻² K₂SO₄),每年的施肥时间为4月10日(阜康站)和7月1–3日(其他站)。将10个处理的每个实验小区进一步划分为4个亚区:A为对照区;B为预留实验区;C为夏季增雨区;D为冬春增雪区,具体增雨(雪)量和处理时间安排见表1。将每个亚区进一步划分为永久观测区(1 m × 1 m)、稳定性同位素标记及凋落物与根系分解实验区(1 m × 1 m)和生物量测定与土壤采样区(2.5 m × 1 m)三部分。实验采用完全随机区组设计,共10个一级处理(30个二级处理),每个处理6次重复,共计60个小区,每个小区面积为6 m × 6 m(草地)或8 m × 8 m(荒漠)(图2)。

3.3 观测指标体系

3.3.1 生态系统属性

根据草原生态系统的地上、地下组分,选取了9项生态系统属性指标进行观测,包括:植物种类组成,地上净初级生产力(ANPP),地下生物量,生态系统净气体交换(NEE),土壤呼吸,氮矿化作用,微生物生物量、C:N及群落结构,凋落物分解,氮素吸收、分配和利用。

3.3.2 植物功能性状

植物功能性状的观测指标分为5类:整株性状(株高、茎和叶生物量、茎叶比、叶片密度、个体生物量和根冠比),叶片形态性状(叶片面积、叶干物质含量和比叶面积),叶片生理性状(光合速率,叶寿命,水分和氮素利用效率,叶片C、N、P含量),根系性状(根直径,根表面积,根长密度,比根长,根系生物量,根系C、N、P含量)和种子性状(种子质量),共计26个性状指标。

3.4 取得的主要研究成果

本课题将来自联网实验研究取得的部分成果集合成为“草地和荒漠生态系统服务功能形成与调控机理”专辑发表。这一专辑共收录了11篇研究论文,内容涉及水分和养分添加以及动物采食对草地和荒漠生态系统植物群落结构和初级生产力、植物



图1 联网控制实验平台(野外实验设置)。A, 锡林郭勒草原生态系统国家野外科学观测研究站。B, 海北高寒草地生态系统国家野外科学观测研究站。C, 奈曼农田生态系统国家野外科学观测研究站。D, 阜康荒漠生态系统国家野外科学观测研究站。
Fig. 1 Field setup of the experimental network across four national ecosystem observation and research stations. **A**, National Grassland Ecosystem Observation and Research Station of Xilin Gol. **B**, National Alpine Meadow Ecosystem Observation and Research Station of Haibei. **C**, National Agricultural Ecosystem Observation and Research Station of Naiman. **D**, National Desert Ecosystem Observation and Research Station of Fukang.

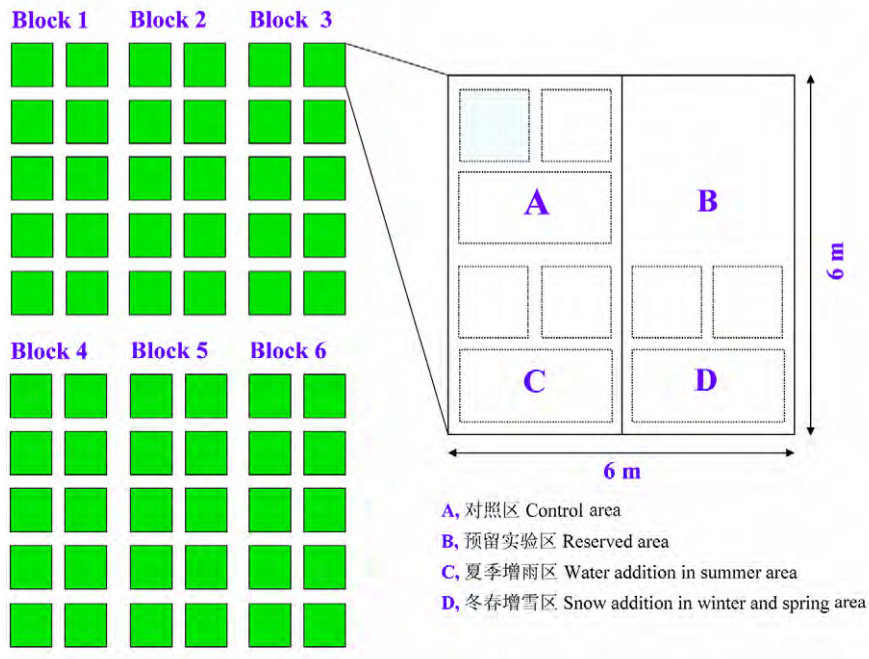


图2 联网实验完全随机区组设计一级与二级实验处理方案。Block 1-6表示6个实验区组重复。
Fig. 2 The first and second treatment schemes of the randomized complete-block design in each site. **Blocks 1 to 6** denote six replicates.

表1 4个野外台站夏季增雨和冬季增雪量及时间安排

野外台站 Field station	冬季增雪 Snow addition in winter (mm)				夏季增雨 Water addition in summer (mm)											
	1月5日 Jan. 5	2月5日 Feb. 5	3月5日 Mar. 5	6月5日 June 5	6月5日 June 5	6月15日 June 15	6月22日 June 22	6月29日 June 29	7月6日 July 6	7月13日 July 13	7月20日 July 20	7月27日 July 27	8月2日 Aug. 2	8月9日 Aug. 9	8月15日 Aug. 15	
Fukang	15	15	10	10					10							
Haibei	20	15	15	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14
Naiman	10	10	5	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
Xilin Gol	10	10	5	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10

Fukang, 阜康荒漠生态系统国家野外科学观测研究站; Haibei, 海北高寒草地生态系统国家野外科学观测研究站; Naiman, 奈曼农田生态系统国家野外科学观测研究站; Xilin Gol, 锡林郭勒草原生态系统国家野外科学观测研究站。

Fukang, National Desert Ecosystem Observation and Research Station of Fukang; Haibei, National Alpine Meadow Ecosystem Observation and Research Station of Haibei; Naiman, National Agricultural Ecosystem Observation and Research Station of Naiman; Xilin Gol, National Grassland Ecosystem Observation and Research Station of Xilin Gol.

功能性状、氮素吸收分配、土壤呼吸以及微生物组成的影响等方面。基于这些研究成果,可以进一步开展不同植被类型的对比研究,以及区域尺度的集成与整合分析。

3.4.1 养分和水分添加对高寒草地植物群落结构和服务功能的影响

通过在青藏高原高寒草甸连续4年(2009–2012年)的养分、水分添加和¹⁵N稳定性同位素示踪实验,揭示了养分和水分添加对高寒草甸植物群落结构和生产力、植物N吸收与分配策略及物候特征的影响机制,发现: 1) N、P添加提高了高寒草甸植物群落地上生物量, P添加提高了群落地下生物量, 而N添加对地下生物量无显著影响; N、P添加改变了植物功能群组成, 使禾草的多度增加, 杂类草的多度降低(杨晓霞等, 2014)。2) 养分和水分添加改变了不同功能群植物的物候特征。N、P添加使莎草科、禾本科、杂类草植物的返青期和枯黄期推迟, 而增雪处理使杂类草的返青期提前, 使大多数植物的开花期提前, 增水处理使杂类草的枯黄期提前(叶鑫等, 2014)。3) 不同植物种对N素的吸收和分配策略具有明显的生态位分化和资源分配策略的权衡(邓建明等, 2014)。4) 对三江源区不同退化阶段草地土壤呼吸的研究发现, 土壤温度和湿度对土壤呼吸具有重要影响, 中度退化草地生长季的土壤呼吸速率最高, 重度退化草地的土壤呼吸速率最低, 土壤呼吸与地上生物量存在显著正相关关系(温军等, 2014)。

3.4.2 养分、水分添加和放牧对典型草原群落结构和服务功能的影响

以内蒙古典型草原为研究对象, 通过N、P添加实验和放牧控制实验, 研究了养分添加、降水波动和放牧强度对典型草原群落物种多样性、初级生产力和植物功能性状的影响, 发现: 1) 群落净初级生产力受N、P元素共同限制。建群种羊草对N、P添加的响应因组织水平而异, 同时受年际间降水波动的影响。羊草通过增加比叶面积、叶片大小和叶片N含量, 提高整体光合能力, 促进个体生长(白雪等, 2014)。2) 植物多样性对放牧的响应受降水波动和地形因素的调节, 丰水年份群落 α 、 β 和 γ 多样性均高于平水年份, 平地对放牧的缓冲能力强于坡地, 干旱会加剧重度放牧对植物多样性的影响(杨婧等, 2014)。3) 生态位分化机制对草原群落物种多度分布起着主导作用, 常见种和稀有种通过不同的响应方

式共同维持了群落的物种多样性(李文怀等, 2014)。
4)对群落中常见植物的根际和非根际土壤中细菌和真菌数量及群落结构的研究发现, 根际土壤中的细菌和真菌数量普遍高于非根际土壤, 尤其以真菌更为明显; 大多数物种的根际细菌及真菌的群落结构与非根际存在显著差异(王纳纳等, 2014)。

3.4.3 养分和水分添加对沙化草地和荒漠群落结构和服务功能的影响

通过在荒漠和沙化草地设置养分(N、P、K)与水分(夏季增雨、冬春增雪)添加实验, 研究了养分与水分添加对荒漠和沙化草地群落物种多样性和生物量分配格局、植物功能性状的影响, 发现: 1)养分和水分添加降低了荒漠群落的物种多样性, 改变了植物功能群组成, 使禾草类植物增加, 十字花科植物减少。而水分添加、肥水交互作用对物种丰富度均无显著影响(赵新风等, 2014a)。2)施氮、增水的交互作用对荒漠建群种植物钠猪毛菜(*Salsola nitraria*)的功能性状具有显著的影响, 施氮+冬春增雪处理使钠猪毛菜的株高、个体生物量、叶面积和比叶面积显著增加, 钠猪毛菜通过形态可塑性提高其适应能力(赵新风等, 2014b)。3)施氮+夏季增雨(冬季增雪)显著提高了一年生植物向叶片和果实的生物量分配, 而对多年生植物无明显影响; 施氮+冬季增雪使群落的叶生物量分配增加, 而施氮+夏季增雨使群落的茎生物量分配增加(毛伟等, 2014)。

4 未来展望

今后我国草地和荒漠生态系统服务功能的研究重点应集中于以下几个方面: 1)草地和荒漠生态系统初级生产力形成和维持机制; 2)生物多样性与生态系统稳定性和服务功能的关系; 3)生态系统服务功能对环境扰动的响应与适应机理; 4)生态系统重要服务功能之间的相互依赖性、弹性、可逆性、权衡关系和尺度效应; 5)水分、养分等关键限制因子及其耦合作用对生态系统结构与功能的多营养级水平和多尺度调控机理。

基金项目 国家重点基础研究发展计划项目(2009CB421102)。

致谢 感谢参加“草地和荒漠生态系统服务功能形成与调控机理”课题的所有科研骨干和研究生对课题顺利完成做出的努力和贡献; 感谢“973”项目组的首席科学家和研究骨干在本课题开展和实施过程

中给予的建议和帮助; 感谢贺金生研究员在联网实验方案设计与实施中给予的建议和指导。

参考文献

- Allaby M (1998). *Oxford Dictionary of Plant Sciences*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Bai X, Cheng JH, Zheng SX, Zhan SX, Bai YF (2014). Ecophysiological responses of *Leymus chinensis* to nitrogen and phosphorus additions in a typical steppe. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 103–115. (in Chinese with English abstract) [白雪, 程军回, 郑淑霞, 詹书侠, 白永飞 (2014). 典型草原建群种羊草对氮磷添加的生理生态响应. *植物生态学报*, 38, 103–115.]
- Bateman IJ, Harwood AR, Mace GM, Watson RT, Abson DJ, Andrews B, Binner A, Crowe A, Day BH, Dugdale S, Fezzi C, Foden J, Hadley D, Haines-Young R, Hulme M, Kontoleon A, Lovett AA, Munday P, Pascual U, Paterson J, Perino G, Sen A, Siriwardena G, van Soest D, Termansen M (2013). Bringing ecosystem services into economic decision-making: land use in the United Kingdom. *Science*, 341, 45–50.
- Bennett EM, Peterson GD, Gordon LJ (2009). Understanding relationships among multiple ecosystem services. *Ecology Letters*, 12, 1394–1404.
- Bullock JM, Aronson J, Newton AC, Pywell RF, Rey-Benayas JM (2011). Restoration of ecosystem services and biodiversity: conflicts and opportunities. *Trends in Ecology & Evolution*, 26, 541–549.
- Carpenter SR, De Fries R, Dietz T, Mooney HA, Polasky S, Reid WV, Scholes RJ (2006). Millennium ecosystem assessment: research needs. *Science*, 314, 257–258.
- Carpenter SR, Mooney HA, Agard J, Capistrano D, DeFries RS, Diaz S, Dietz T, Duraiappah AK, Oteng-Yeboah A, Pereira HM, Perrings C, Reid WV, Sarukhan J, Scholes RJ, Whyte A (2009). Science for managing ecosystem services: Beyond the Millennium Ecosystem Assessment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 1305–1312.
- Chisholm RA, Wintle BA (2012). Choosing ecosystem service investments that are robust to uncertainty across multiple parameters. *Ecological Applications*, 22, 697–704.
- Ci LJ (2005). *Desertification and Its Prevention and Control in China*. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [慈龙骏 (2005). 中国的荒漠化及其防治. 高等教育出版社, 北京.]
- Compiling Committee of the Vegetation of China (1980). *The Vegetation of China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [中国植被编辑委员会 (1980). 中国植被. 科学出版社, 北京.]
- Daily GC (1997). *Nature's Services: Societal Dependence on Natural Ecosystems*. Island Press, Washington DC.
- Daily GC, Soderqvist T, Aniyar S, Arrow K, Dasgupta P,

- Ehrlich PR, Folke C, Jansson A, Jansson BO, Kautsky N, Levin S, Lubchenco J, Maler KG, Simpson D, Starrett D, Tilman D, Walker B (2000). Ecology—the value of nature and the nature of value. *Science*, 289, 395–396.
- de Groot RS, Wilson MA, Boumans RMJ (2002). A typology for the classification, description and valuation of ecosystem functions, goods and services. *Ecological Economics*, 41, 393–408.
- Dearing JA, Yang XD, Dong XH, Zhang EL, Chen X, Langdon PG, Zhang K, Zhang WG, Dawson TP (2012). Extending the timescale and range of ecosystem services through paleoenvironmental analyses, exemplified in the lower Yangtze basin. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109, E1111–E1120.
- Deng JM, Yao BQ, Zhou HK, Zhao XQ, Wei Q, Chen Z, Wang WY (2014). Nitrogen uptake and allocation characteristics of alpine meadow main species under nitrogen and water additions based on ¹⁵N isotope. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 116–124. (in Chinese with English abstract) [邓建明, 姚步青, 周华坤, 赵新全, 魏晴, 陈哲, 王文颖 (2014). 水氮添加条件下高寒草甸主要植物种氮素吸收分配的同位素示踪研究. *植物生态学报*, 38, 116–124.]
- Department of Animal Husbandry and Veterinary, the General Station of Animal Husbandry and Veterinary, the Ministry of Agriculture, P. R. China (1996). *Rangeland Resources of China*. China Science and Technology Press, Beijing. (in Chinese) [中华人民共和国农业部兽医司, 全国畜牧兽医总站 (1996). 中国草地资源. 中国科学技术出版社, 北京.]
- Feld CK, Sousa JP, da Silva PM, Dawson TP (2010). Indicators for biodiversity and ecosystem services: towards an improved framework for ecosystems assessment. *Biodiversity and Conservation*, 19, 2895–2919.
- Fu BJ, Wang S, Su CH, Forsius M (2013). Linking ecosystem processes and ecosystem services. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 5, 4–10.
- Fu BJ, Zhou GY, Bai YF, Song CC, Liu JY, Zhang HY, Lü YH, Zheng H, Xie GD (2009). The main terrestrial ecosystem services and ecological security in China. *Advances in Earth Science*, 24, 571–576. (in Chinese with English abstract) [傅伯杰, 周国逸, 白永飞, 宋长春, 刘纪远, 张惠远, 吕一河, 郑华, 谢高地 (2009). 中国主要陆地生态系统服务功能与生态安全. *地球科学进展*, 24, 571–576.]
- Geijzendorffer IR, Roche PK (2013). Can biodiversity monitoring schemes provide indicators for ecosystem services? *Ecological Indicators*, 33, 148–157.
- Han J (2011). *Survey on Ecological Issues of China's Grasslands*. Shanghai Far East Publishers, Shanghai. (in Chinese) [韩俊 (2011). 中国草原生态问题调查. 上海远东出版社, 上海.]
- 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 (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75, 3–35.
- International Institute for Environment and Development and World Resources Institute (1987). *World Resources 1987: an Assessment of the Resource Base that Supports the Global Economy*. International Institute for Environment and Development and World Resources Institute, New York.
- Isbell F, Calcagno V, Hector A, Connolly J, Harpole WS, Reich PB, Scherer-Lorenzen M, Schmid B, Tilman D, van Ruijven J, Weigelt A, Wilsey BJ, Zavaleta ES, Loreau M (2011). High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature*, 477, 199–202.
- Kremen C (2005). Managing ecosystem services: What do we need to know about their ecology? *Ecology Letters*, 8, 468–479.
- Larigauderie A, Prieur-Richard AH, Mace GM, Lonsdale M, Mooney HA, Brussaard L, Cooper D, Cramer W, Daszak P, Díaz S, Duraiappah A, Elmqvist T, Faith DP, Jackson LE, Krug C, Leadley PW, Le Prestre P, Matsuda H, Palmer M, Perrings C, Pulleman M, Reyers B, Rosa EA, Scholes RJ, Spehn E, Turner II BL, Yahara T (2012). Biodiversity and ecosystem services science for a sustainable planet: the DIVERSITAS vision for 2012–20. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 4, 101–105.
- Li WH, Zheng SX, Bai YF (2014). Effects of grazing intensity and topography on species abundance distribution in a typical steppe of Inner Mongolia. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 178–187. (in Chinese with English abstract) [李文怀, 郑淑霞, 白永飞 (2014). 放牧强度和地形对内蒙古典型草原物种多度分布的影响. *植物生态学报*, 38, 178–187.]
- Liu XY, Long RJ, Shang ZH (2011). Evaluation method of ecological services function and their value for grassland ecosystems. *Acta Prataculturae Sinica*, 20, 167–174. (in Chinese with English abstract) [刘兴元, 龙瑞军, 尚占环 (2011). 草地生态系统服务功能及其价值评估方法研究. *草业学报*, 20, 167–174.]
- Loreau M, Hector A (2001). Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, 412, 72–76.
- Mao W, Li YL, Cui D, Zhao XY, Zhang TH, Li YQ (2014). Biomass allocation response of species with different life history strategies to nitrogen and water addition in sandy grassland in Inner Mongolia. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 125–133. (in Chinese with English abstract)

- [毛伟, 李玉霖, 崔夺, 赵学勇, 张铜会, 李玉强 (2014). 沙质草地不同生活史植物的生物量分配对氮素和水分添加的响应. *植物生态学报*, 38, 125–133.]
- Mertz O, Ravnborg HM, Lövei GL, Nielsen I, Konijnendijk CC (2007). Ecosystem services and biodiversity in developing countries. *Biodiversity and Conservation*, 16, 2729–2737.
- Midgley GF (2012). Biodiversity and ecosystem function. *Science*, 335, 174–175.
- Millennium Ecosystem Assessment (2005). *Ecosystem and Human Well-being*. Island Press, Washington DC.
- Palmer M, Bernhardt E, Chornesky E, Collins S, Dobson A, Duke C, Gold B, Jacobson R, Kingsland S, Kranz R, Mappin M, Martinez ML, Micheli F, Morse J, Pace M, Pascual M, Palumbi S, Reichman OJ, Simons A, Townsend A, Turner M (2004). Ecology for a crowded planet. *Science*, 304, 1251–1252.
- Perrings C, Duraiappah A, Larigauderie A, Mooney H (2011). The biodiversity and ecosystem services science-policy interface. *Science*, 331, 1139–1140.
- Perrings C, Naeem S, Ahrestani F, Bunker DE, Burkill P, Canziani G, Elmqvist T, Ferrati R, Fuhrman J, Jaksic F, Kawabata Z, Kinzig A, Mace GM, Milano F, Mooney H, Prieur-Richard AH, Tschirhart J, Weisser W (2010). Ecosystem services for 2020. *Science*, 330, 323–324.
- Peterson DL, Parker VT (1998). *Ecological Scale: Theory and Applications*. Columbia University Press, New York.
- Power AG (2010). Ecosystem services and agriculture: tradeoffs and synergies. *Philosophical Transactions of the Royal Society B—Biological Sciences*, 365, 2959–2971.
- Quijas S, Jackson LE, Maass M, Schmid B, Raffaelli D, Balvanera P (2012). Plant diversity and generation of ecosystem services at the landscape scale: expert knowledge assessment. *Journal of Applied Ecology*, 49, 929–940.
- Reiss J, Bridle JR, Montoya JM, Woodward G (2009). Emerging horizons in biodiversity and ecosystem functioning research. *Trends in Ecology and Evolution*, 24, 505–514.
- Reszkowska A, Krümmelbein J, Peth S, Horn R, Zhao Y, Gan L (2011). Influence of grazing on hydraulic and mechanical properties of semiarid steppe soils under different vegetation type in Inner Mongolia, China. *Plant and Soil*, 340, 59–72.
- Reynolds JF, Stafford Smith DM (2002). *Global Desertification: Do Humans Cause Deserts?* Dahlem University Press, Berlin.
- Sala OE, Chapin FS III, Armesto JJ, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke LF, Jackson RB, Kinzig A, Leemans R, Lodge DM, Mooney HA, Oesterheld M, Poff NL, Sykes MT, Walker BH, Walker M, Wall DH (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287, 1770–1774.
- Sala OE, Paruelo JM (1997). Ecosystem services in grasslands. In: Daily GC ed. *Nature's Services: Societal Dependence on Natural Ecosystems*. Island Press, Washington DC.
- Schönbach P, Wan HW, Gierus M, Bai YF, Müller K, Lin LJ, Susenbeth A, Taube F (2011). Grassland responses to grazing: effects of grazing intensity and management system in an Inner Mongolian steppe ecosystem. *Plant and Soil*, 340, 103–115.
- Scholes RJ, Reyers B, Biggs R, Spierenburg MJ, Duriappah A (2013). Multi-scale and cross-scale assessments of social-ecological systems and their ecosystem services. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 5, 16–25.
- Seppelt R, Lautenbach S, Volk M (2013). Identifying trade-offs between ecosystem services, land use, and biodiversity: a plea for combining scenario analysis and optimization on different spatial scales. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 5, 458–463.
- State Environmental Protection Administration of China (2006). *Report on the State of the Environment in China: 2005*. Beijing. (in Chinese) [国家环保总局 (2006). 2005年中国环境状况公报. 国家环保总局, 北京.]
- Steffens M, Kölbl A, Totsche KU, Kögel-Knabner I (2008). Grazing effects on soil chemical and physical properties in a semiarid steppe of Inner Mongolia (P. R. China). *Geoderma*, 143, 63–72.
- Suttie JM, Renolds SG, Batello C (2005). Grasslands of the World. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Turnbull LA, Levine JM, Loreau M, Hector A (2012). Coexistence, niches and biodiversity effects on ecosystem functioning. *Ecology Letters*, 16, 116–127.
- Vihervaara P, D'Amato D, Forsius M, Angelstam P, Baessler C, Balvanera P, Boldgiv B, Bourgeron P, Dick J, Kanka R, Klotz S, Maass M, Melecis V, Petřík P, Shibata H, Tang JW, Thompson J, Zacharias S (2013). Using long-term ecosystem service and biodiversity data to study the impacts and adaptation options in response to climate change: insights from the global ILTER sites network. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 5, 53–66.
- Wang NN, Chen Y, Ying JY, Gao YS, Bai YF (2014). Effects of typical plant on soil microbial communities in an Inner Mongolia grassland. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 201–208. (in Chinese with English abstract) [王纳纳, 陈颖, 应娇妍, 高勇生, 白永飞 (2014). 内蒙古草原典型植物对土壤微生物群落的影响. *植物生态学报*, 38, 201–208.]
- Wen J, Zhou HK, Yao BQ, Li YK, Zhao XQ, Chen Z, Lian LY, Guo KX (2014). Characteristics of soil respiration in different degraded alpine grassland in the source region of Three-River. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38,

- 209–218. (in Chinese with English abstract) [温军, 周华坤, 姚步青, 李以康, 赵新全, 陈哲, 连利叶, 郭凯先 (2014). 三江源区不同退化程度高寒草原土壤呼吸特征. *植物生态学报*, 38, 209–218.]
- White R, Murray S, Rohweder M (2000). *Pilot Analysis of Global Ecosystems: Grassland Ecosystems*. World Resources Institute, Washington DC.
- Yang J, Chu PF, Chen DM, Wang MJ, Bai YF (2014). Mechanisms underlying the impacts of grazing on plant α , β and γ diversity in a typical steppe of the Inner Mongolia grassland. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 188–200. (in Chinese with English abstract) [杨婧, 褚鹏飞, 陈迪马, 王明玖, 白永飞 (2014). 放牧对内蒙古典型草原 α 、 β 和 γ 多样性的影响机制. *植物生态学报*, 38, 188–200.]
- Yang XX, Ren F, Zhou HK, He JS (2014). Responses of plant community biomass to nitrogen and phosphorus additions in an alpine meadow on the Qinghai-Xizang Plateau. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 159–166. (in Chinese with English abstract) [杨晓霞, 任飞, 周华坤, 贺金生 (2014). 青藏高原高寒草甸植物群落生物量对氮、磷添加的响应. *植物生态学报*, 38, 159–166.]
- Ye X, Zhou HK, Liu GH, Yao BQ, Zhao XQ (2014). Responses of phenological characteristics of major plants to nutrient and water additions in *Kobresia humilis* alpine meadow. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 147–158. (in Chinese with English abstract) [叶鑫, 周华坤, 刘国华, 姚步青, 赵新全 (2014). 高寒矮生嵩草草甸主要植物物候特征对养分和水分添加的响应. *植物生态学报*, 38, 147–158.]
- Zhang YM, Zhao SD (2008). Desertification: current state and trends, scenarios and response options. *Advances in Earth Science*, 23, 306–311. (in Chinese with English abstract) [张永民, 赵士洞 (2008). 全球荒漠化的现状、未来情景及防治对策. *地球科学进展*, 23, 306–311.]
- Zhang YM, Zhao SD (2008). Desertification: current state and trends, scenarios and response options. *Advances in Earth Science*, 23, 306–311. (in Chinese with English abstract) [张永民, 赵士洞 (2008). 全球荒漠化的现状、未来情景及防治对策. *地球科学进展*, 23, 306–311.]
- Zhao XF, Xu HL, Zhang P, Tu WX, Zhang QQ (2014a). Effects of nutrient and water additions on plant community structure and species diversity in desert grasslands. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 167–177. (in Chinese with English abstract) [赵新风, 徐海量, 张鹏, 涂文霞, 张青青 (2014). 养分与水分添加对荒漠草地植物群落结构和物种多样性的影响. *植物生态学报*, 38, 167–177.]
- Zhao XF, Xu HL, Zhang P, Zhang QQ (2014b). Influence of nutrient and water additions on functional traits of *Salsola nitraria* in desert grassland. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 134–146. (in Chinese with English abstract) [赵新风, 徐海量, 张鹏, 张青青 (2014). 养分与水分添加对荒漠草地植物钠猪毛菜功能性状的影响. *植物生态学报*, 38, 134–146.]

责任编辑: 贺金生 责任编辑: 谢 巍