

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

潘石玉¹ 孔彬彬¹ 姚天华¹ 卫欣华¹ 李英年² 朱志红^{1*}

¹陕西师范大学生命科学院, 西安 710119; ²中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810008

摘要 功能多样性(FD)对群落地地上净初级生产力(ANPP, $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)有直接的影响, 但不同扰动因素对FD-ANPP关系将产生何种影响尚不明确。通过在青藏高原高寒矮生嵩草(*Kobresia humilis*)草甸连续7年(2007–2013)的刈割(3水平: 不刈割、留茬3 cm的中度刈割和留茬1 cm的重度刈割)和施肥(2水平: 施用 $12.75 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 尿素+ $3.06 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$ 、不施肥)控制实验, 研究了刈割、施肥、年份及其交互作用对ANPP和FD的影响以及FD-ANPP关系的变化。研究结果显示: (1)增加刈割强度和土壤养分均显著提高了ANPP, 但其效应随着年份的不同而有差异, ANPP随着时间呈波动下降趋势, 而FD则随年度增大; (2)施肥显著增加了FD, 而刈割对FD无显著影响($p > 0.05$); (3)在6种刈割和施肥处理组合下, FD-ANPP关系随时间的变化主要受刈割扰动影响呈现正线性相关和无相关两种模式。无论施肥与否, 不刈割(C0)群落中FD和ANPP之间无相关($n = 90, p > 0.05$); 而刈割群落中FD和ANPP之间为正相关($n = 90, p < 0.05$)。由于刈割同时提高了FD和ANPP, 促使二者在刈割群落中呈现正线性相关。(4)尽管施肥不影响FD和ANPP的关系模式, 但与刈割共同作用, 影响FD-ANPP关系的截距或斜率。上述结果说明, 刈割扰动和土壤营养资源共同影响着FD-ANPP关系, 而刈割在改变其关系模式方面起主导作用。

关键词 功能多样性, 地上净初级生产力, 刈割, 施肥

引用格式: 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. doi: 10.17521/cjpe.2015.0083

Effects of clipping and fertilizing on the relationship between functional diversity and above-ground net primary productivity in an alpine meadow

PAN Shi-Yu¹, KONG Bin-Bin¹, YAO Tian-Hua¹, WEI Xin-Hua¹, LI Ying-Nian², and ZHU Zhi-Hong^{1*}

¹College of Life Sciences, Shaanxi Normal University, Xi'an 710119, China; and ²Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China

Abstract

Aims Much attention has been paid for the relationship between species diversity (SD) and aboveground net primary productivity (ANPP). However, the effect of functional diversity (FD) on ANPP was more straightforward. Most researchers considered SD or FD as an independent variable to study the relationship between biodiversity and ANPP. In fact, the relationship may be affected by abiotic factors. Our objective was to study how different disturbance factors affect the relationship of FD-ANPP.

Methods The experiment was conducted in the alpine *Kobresia humilis* meadow at Haibei Research Station of the Chinese Academy of Sciences with clipping (unclipping, stubbled 3 cm and 1 cm) and fertilizing ($12.75 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ urea + $3.06 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$) treatments from 2007 to 2013. General linear model univariate ANOVA, regression analysis and ANCOVA were used for studying the effects of clipping, fertilizing, year and their interaction on ANPP and FD and the change of relationship of FD-ANPP.

Important findings ANPP was enhanced by increasing clipping intensity and soil nutrient extremely significantly ($p < 0.01$). However, the effect extent was different in each year. ANPP presented a fluctuant downward trend year-to-year while FD increased along time. FD was increased by fertilizing significantly ($p < 0.05$), while the effect of clipping on FD was not significant ($p > 0.05$). Under the six kinds of treatment combinations of clipping and fertilizing, the relationship of FD-ANPP presented two patterns including linear positive correlation and no correlation mainly depending on clipping. No matter the community was fertilized or not, in the unclipped

收稿日期Received: 2015-05-25 接受日期Accepted: 2015-08-13

* 通讯作者Author for correspondence (E-mail: zhuzhihong@snnu.edu.cn)

community, *FD* showed no correlation with *ANPP* ($n = 90, p > 0.05$). However, in the clipped community, clipping increased *FD* and *ANPP* in the same time, which facilitated them showing linear positive correlation. Fertilizing cannot affect the pattern of relationship of *FD-ANPP*, but the slope and intercept of equations of relationship were influenced by fertilizing and clipping. The results suggested that the relationship of *FD-ANPP* was influenced by clipping and fertilizing jointly, while clipping plays a leading role in changing their relationship patterns.

Key words functional diversity, aboveground net primary productivity, clipping, fertilizing

Citation: 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. doi: 10.17521/cjpe. 2015.0083

近年来,随着全球生物多样性的快速降低,生物多样性与生态系统功能的关系成为生态学领域备受关注的科学问题(Chapin *et al.*, 2000)。生态系统生产力是反映生态系统功能的最为综合的指标(如碳氮循环、枯落物分解、动物采食等)(Chapin *et al.*, 2000; Naeem, 2002),植物群落的生产力则是生态系统生产力的基础,研究群落生产力对生物多样性变化的响应对衡量生态系统功能具有重要意义(Tilman *et al.*, 1996)。

在生物多样性对植物群落生产力影响的研究中,大多数学者仅强调了物种多样性或物种数目的作用,物种多样性与群落生产力之间表现为驼峰型关系(Kaiser, 2000)或正相关关系(王长庭等, 2005; 江小雷和张卫国, 2010)。但实际上,不同物种在生理、生态或形态学特征上存在很大差异(Lepš *et al.*, 2001),因而仅考虑物种丰富度和物种相对多度的物种多样性指标很难反映物种属性对生态系统过程的重要作用。很多研究发现,植物功能多样性(*FD*)对群落生产力有更为直接的影响(Díaz & Cabido, 2001; Petchey & Gaston, 2002; Bernhardt-Römermann *et al.*, 2011)。功能多样性是指影响生态系统功能过程的种间功能特征变化的范围,即种间平均差异(Tilman *et al.*, 2001),包含群落种间功能性状、物种组成及其相对多度等基本成分的差异(Lepš *et al.*, 2006)。理论研究表明,功能多样性主要通过种间生态位互补效应(niche complementarity effect)影响群落的生产力,即随着物种多样性增加,群落中植物性状(plant traits)(如根系深度、冠层高度、生长速度、竞争能力及对不良环境的耐受力等)的多样化程度也在增加,实现了在不同时空、以不同方式对有限资源的最大化利用,减少了资源浪费,从而使生产力达到较高水平(江小雷和张卫国, 2010)。由于功能多样性将有机体的功能属性与生态系统过程紧密相

连(Petchey & Gaston, 2006),并且可通过多个性状描述不同的生态系统功能(Schleuter *et al.*, 2010),因而对生态系统功能变化具有更准确的预测能力(Mokany *et al.*, 2008)。当前有关物种多样性和生态系统功能关系的几乎全部假说(均衡效应除外)实质上依赖于种间性状差异(Hillebrand & Matthiessen, 2009)。Tilman等(1997, 2001)的研究发现:物种丰富度、功能群多样性和功能组成对生态系统过程都有影响,而功能组成和功能多样性占主导作用。Díaz和Cabido (2001)对过去25项研究结果的分析表明,功能组成和功能丰富度对生态系统过程的影响大于物种多样性的影响。但也有研究认为功能多样性并不必然和群落初级生产力直接相关,因为在给定的功能多样性条件下,物种也可以通过各种性状组合实现对资源的互补性利用而影响生产力(Hooper, 1998)。对高寒草甸的研究显示,施肥对比叶面积和比叶质量等单一性状的功能多样性有显著影响,但对多性状组合的功能多样性影响微弱(李晓刚等, 2011)。目前的研究表明,功能多样性和生产力之间可表现出负相关(Thompson *et al.*, 2005; 臧岳铭等, 2009)、无相关(Griffin *et al.*, 2009)或正相关(吕亭亭等, 2014)等多种关系形式,而且依赖于土壤营养状况和群落所受的干扰强度(Bernhardt-Römermann *et al.*, 2011; 李晓刚等, 2011),说明两者间关系形式的差异还与群落环境和扰动因素有密切联系。因此,当同一群落长期遭受不同扰动因素的作用而进入不同的群落状态后,研究不同状态的群落在时间序列上的功能多样性与生产力关系,对于揭示功能性状变化对生产力的潜在影响具有重要意义。

高寒草甸生态系统作为青藏高原最重要的自然生态系统类型之一,是全球变化的敏感区和生物多样性重点保护区。高寒矮生嵩草(*Kobresia humilis*)草甸长期受家畜放牧的强烈影响,特别是过度放牧

常常导致其退化。由于地处高寒地区, 虽然其土壤有机质丰富, 但矿化率较低, 可利用养分缺乏, 不能满足植物生长需要(赵新全, 2009), 施用化肥就成为高寒草甸改良和管理中的常见措施。因此, 放牧扰动强度和土壤养分获得性是影响该生态系统最重要的两种人为因素。但长期施肥在提高该草地生产力的同时, 也会降低物种丰富度(Yang *et al.*, 2011), 而且刈割和施肥能分别增加和减小其功能多样性(李晓刚等, 2011), 也同时分别降低和增加其地上净初级生产力($ANPP, g \cdot m^{-2} \cdot a^{-1}$)(王海东等, 2013)。本研究试图通过在青藏高原高寒矮生嵩草草甸连续7年(2007–2013)的刈割(3水平)和施肥(2水平)控制实验, 探讨在刈割与施肥处理组合作用下形成的6种处理群落间功能多样性与地上净初级生产力关系的变化。该研究群落在2007年以前处于家畜自由放牧状态, 放牧强度中等, 无化肥施用。通过连续7年的实验处理, 群落已在物种组成、物种多样性和生产力等方面发生分异, 但其功能多样性和生产力之间的关系是否随之发生变化仍不明确。由于功能多样性和群落生产力关系依赖于土壤营养和扰动因素(Hooper, 1998; Bernhardt-Römermann *et al.*, 2011; 李晓刚等, 2011), 因此, 本文主要探讨以下问题: (1) 长期刈割和施肥对地上净初级生产力和功能多样性有何影响? (2) 6种处理群落的地上净初级生产力和功能多样性间的关系模式是否不同? (3) 刈割和施肥对此关系模式的变化有何影响?

1 研究样地概况和方法

1.1 研究样地概况

本实验在青海海北高寒草地生态系统国家野外科学观测研究站的矮生嵩草草甸内进行。该站地理坐标为 37.48° – 37.75° N, 101.20° – 101.38° E, 海拔3 200 m。研究区空气稀薄, 年降水量560 mm, 6–9月降水量占全年降水量的68.6%。研究区属于高寒地区, 年平均气温 -1.6° , 全年无绝对无霜期, 相对无霜期约为20天, 年日照时间可达2 467.7 h。样地土壤为高山草甸土, 有机质分解缓慢, 土壤pH值为6.0–7.5(李英年等, 2004)。矮生嵩草草甸地势平坦, 是当地的冬春草场, 每年11月至次年6月初放牧, 6月中上旬至10月底转至夏秋草场放牧, 家畜为藏羊和牦牛。主要植物有矮生嵩草、垂穗披碱草(*Elymus*

nutans)、粗喙薹草(*Carex scabrivostris*)、异针茅(*Stipa aliena*)、羊茅(*Festuca ovina*)、美丽风毛菊(*Saussurea superba*)、瑞苓草(*S.nigrescens*)、圆萼薹草(*Morina chinensis*)、蕨麻(*Potentilla anserina*)、雪白委陵菜(*P.nivea*)、甘肃棘豆(*Oxytropis kansuensis*)、钝裂银莲花(*Anemone obtusiloba*)和萎软紫菀(*Aster flaccidus*)等。

1.2 研究方法

1.2.1 实验设计

研究样地(100 m × 60 m)用网围栏建于2007年4月底。实验为2因子裂区设计, 包含3个刈割水平, 2个施肥水平, 3区组, 每区组3个大样方(4 m × 4 m)。主区为刈割处理(clipping treatment), 刈割留茬高度分别为1 cm (C2)、3 cm (C1)和不刈割(C0), 刈割量分别占当年地上总生物量的60%–70%、45%–50%和0, 刈割收获的生物量略高于该草地类型家畜放牧强度实验中(朱志红等, 1994; 朱志红和王刚, 1996; Zhu *et al.*, 2012)重度和中度放牧条件下的牧草利用率(60%和45%), 因此3个刈割水平可以模拟家畜重度放牧(C2)、中度放牧(C1)和不放牧(C0)处理。用4块长2 m、宽0.25 m雪花铁皮十字形纵切嵌入草地0.25 m, 将主区样方隔成4个副区施肥处理样方(2 m × 2 m), 其中包含2个施肥(F)和2个不施肥(NF)样方。刈割和施肥处理均在副区样方中央1.5 m × 1.5 m范围内进行, 处理范围相距0.5 m, 中间有铁皮相隔, 可防止养分测向渗透。每个副区样方内再设4个0.5 m × 0.5 m的小样方, 其中1个为永久样方, 剩余3个样方用于植物性状测定(图1)。

自2007年始, 每年6月上中旬进行刈割(此时间与春季家畜放牧结束时间一致)。将刈割部分于60 $^{\circ}$ 烘干72 h, 测定质量(g)。施肥于每年5、6、7月中旬进行, 每次施尿素 $4.25 g \cdot m^{-2}$ (含N 20.4%), $(NH_4)_2 \cdot HPO_4$ $1.02 g \cdot m^{-2}$ (含N 5.9%, P 28.0%)。N、P的净添加量每年分别为 $2.782 g \cdot m^{-2}$ 和 $0.857 g \cdot m^{-2}$ 。本实验每年的N素平均添加量略高于当地建植人工草地时的中等施用量($2.25 g \cdot m^{-2}$), 符合当地使用N肥的实际情况。但与在高寒草甸进行的其他施肥实验(如Yang *et al.*, 2011)相比, 本研究的N、P添加量尚偏低。如Yang等(2011)在甘南高寒草甸的研究, N、P的净添加量分别在 6.3 – $25.2 g \cdot m^{-2}$ 和 7.0 – $28.0 g \cdot m^{-2}$ 之间。自2013年开始, 我们已增加了施肥量, 其效应将在以后的年份中逐渐显现。

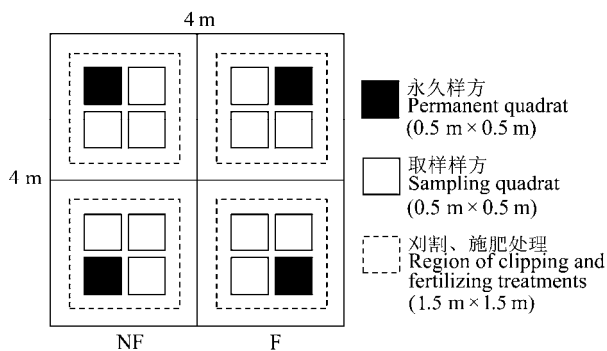


图1 副区处理样方设置图。F, 施肥; NF, 不施肥。
Fig. 1 Quadrats design layout of subplot. F, fertilized; NF, unfertilized.

1.2.2 取样步骤与方法

从2007年到2013年, 每年8月上中旬测定永久样方内的物种数、物种密度(双子叶植物为个体数, 丛生单子叶植物为分株数)、株高(每种植物测定20株, 数量少于20株的以实有株数测定)和总地上生物量(2007–2008年未测, 共108个小样方。样方地上净初级生产力以每年6月和8月两次测定的生物量之和来估计。

本文筛选了与ANPP显著相关的5个功能性状计算功能多样性, 包括1个定量性状(株高)和4个定性性状(生活周期、生长型、分类群和子叶类型)。每种植物定性性状的分类状态根据野外观察(配合样地外挖掘)并结合《西藏植物志》的描述来确认, 而定量性状则采用实测值(表1)。上述植物性状能够表征物种在刈割和施肥梯度下的耐牧或避牧、资源利用与竞争的响应对策(Pausas *et al.*, 2003; Canadell *et al.*, 2007)。我们在相邻样地的研究表明, 具有某种生活周期、生长型、分类群、子叶类型和株高性状的物种的相对多度对家畜放牧均发生了明显响应(Zhu *et al.*, 2012)。在同一样地的研究显示, 不同施肥条件下, 株高、生活周期等性状与刈割强度具有最高的相关性(李燕和朱志红, 2013); Pillar等(2009)在巴西的研究也发现植物生活周期类型的变化与施氮肥和放牧扰动具有很强的相关性。

本文在计算功能多样性时首先对性状赋值进行了标准化处理。用0和1表示特定植物种所属定性性状的不存在和存在状态; 对于定量性状, 则通过对实测值的标准化, 使物种的性状值统一映射到[0, 1]区间上进行运算(表1)。

1.3 数据计算与统计分析

1.3.1 功能多样性

功能多样性(FD)采用Rao系数(Lepš *et al.*, 2006)计算, 计算软件为FunctDiv (Lepš *et al.*, 2006)。计算公式为:

$$FD = \sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^S d_{ij} P_i P_j$$

式中, S 为永久样方内的物种数; P_i 和 P_j 分别为第 i 、 j 个物种的相对多度; d_{ij} 为欧氏距离, 表示物种 i 、 j 在一组性状空间中的种间性状差异。0 d_{ij} 1, $d_{ij} = 0$ 或 $d_{ij} = 1$ 分别表示两物种的性状完全相同或不同。本文计算了多性状(5个性状)的功能多样性值。

1.3.2 统计分析

本研究首先采用SPSS 20.0-GLM中Repeated Measures ANOVA (RMANOVA)分析刈割和施肥处理对ANPP和FD的影响, 年度为重复测定因子。通过球形检验判断测定ANPP和FD在年度之间是否存在相关性。如果球形检验中 $p < 0.05$, 则使用RMANOVA模型分析; 反之, 则使用GLM中Univariate ANOVA分析。预分析显示, 对ANPP和FD的球形检验 p 值分别为0.192和0.306, 满足Univariate ANOVA的Feldt-Huynh条件。由于年份×刈割×施肥的交互作用对ANPP影响显著, 进一步采用单因素方差分析, 分年度对6种处理组合群落进行单因素方差分析, 确定其ANPP间的差异。同理, 由于年份×施肥对FD影响显著, 同样采用单因素方差分析, 对5个年份与2个施肥水平组合而成的10个处理群落进行单因素方差分析, 确定其FD间的差异。ANPP和FD在处理间的差异采用最小显著差异法(LSD)比较。

用SPSS 20.0-Regression程序对各处理组合群落FD与ANPP在时间序列上的关系进行对数尺度回归分析, 以 F 检验显著确定线性回归模型。最后, 将一种处理因素控制在单一水平(如不施肥), 以另一种处理因素作为固定因子(如刈割强度), 以FD作为协变量进行协方差分析(ANCOVA), 检验施肥或刈割水平对FD-ANPP回归关系的影响。若协变量与某一处理因素的交互作用显著, 则该处理因素对回归斜率有显著性影响; 若回归截距项检验显著, 则该处理因素仅对ANPP有显著影响。统计分析前, 对数据进行对数转换, 以满足ANOVA中正态性和方差同质性的假定。以上统计分析的显著性水平均设为 $p < 0.05$ 。使用Origin 8.5软件作图。由于2007–2008

表1 计算功能多样性指数的功能性状及其分类状态

Table 1 Plant functional traits and their categories for calculating functional diversity

性状类型 Trait types	性状名称 Trait names	性状状态/性状值 Trait states/Trait value
定性性状 Qualitative trait	生活周期 Life cycle	非多年生 Not perennial; 多年生 Perennial
	生长型 Growth form	散生 Scattered; 丛生 Bunched; 密丛生 Closely bunched
	分类群 Taxonomic group	禾草 Gramineae; 莎草 Cyperaceae; 豆科植物 Leguminosae; 杂类草 Forbs
	子叶类型 Cotyledon type	单子叶 Monocotyledon; 双子叶 Dicotyledon
定量性状 Quantitative trait	株高 Plant height	标准化实测值 Standardization of measured values

表2 2009–2013年施肥、刈割对高寒草甸地上净初级生产力和功能多样性影响的方差分析

Table 2 ANOVA for the effects of clipping, fertilizing on the aboveground net primary productivity and functional diversity in alpine meadow during 2009–2013

变异来源 Source of variance	自由度 $df(m, n)$	ANPP		FD		
		F 检验 F-test	p	F 检验 F-test	p	
主区 Whole plot	B	2, 28	1.09	0.349	1.780	0.187
	C	2, 28	4.04	0.029**	1.840	0.178
	Y	4, 28	82.90	0.000**	41.450	0.000**
副区 Subplot	Y × C	8, 28	15.41	0.000**	0.690	0.697
	F	1, 30	375.75	0.000**	36.720	0.000**
	C × F	2, 30	2.37	0.111	1.870	0.172
	Y × F	4, 30	6.46	0.001**	3.190	0.027*
	Y × C × F	8, 30	3.18	0.010*	0.470	0.869
	Y × C × B	28, 30	1.58	0.110	2.361	0.011*

*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$ 。m, 处理自由度; n, 误差自由度。B, 区组; C, 刈割; Y, 年份; F, 施肥; ANPP, 地上净初级生产力; FD, 功能多样性。×, 交互作用。

*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$ 。m, degree of freedom in treatment; n, degree of freedom in error。B, block; C, clipping; Y, year; F, fertilizing; ANPP, aboveground net primary productivity; FD, functional diversity。×, interaction。

年末获得ANPP数据, 用于本研究分析的数据均来自2009–2013年。

2 结果分析

2.1 刈割和施肥对ANPP的影响

刈割、年份、施肥因子, 以及年份×刈割、年份×施肥、年份×刈割×施肥的交互作用对ANPP影响显著, 其他因子及交互作用均不显著(表2)。随着刈割强度增加以及施肥, ANPP显著增加。ANPP在年度间总体上呈现波动性下降趋势(图2), 且受施肥和刈割的影响。不施肥时, ANPP在实验前期(2009–2011年)因刈割显著降低(2009年, 2011年)或无显著变化(2010年), 在后期(2012–2013年)则随刈割强度增加而显著提高(图3)。与不施肥相比, 施肥增加了各年度刈割处理的ANPP, 但并未在根本上改变ANPP在刈割处理间以及年度间的变化格局(图3)。

2.2 刈割和施肥对FD的影响

年份、施肥、年份×施肥、年份×刈割×区组对FD影响显著, 其他因子及交互作用均不显著(表2)。FD在施肥后显著提高, 并随时间增加, 特别是在2009–2010年间增加程度较大(图4)。由于刈割和年份×刈割对FD无影响, FD随年度增加应主要是受施

肥的影响(表2)。与不施肥相比, 施肥后FD在实验前期(2009–2011)显著增加, 在后期(2012–2013)则无显著变化(图5)。

2.3 施肥和刈割对FD-ANPP关系的影响

在2009–2013年时间序列上, FD-ANPP关系表现为无相关和正相关两种形式(图6), 即无论施肥与否, 不刈割群落的FD与ANPP均无相关性(不刈割不施肥: $F_{C0NF} = 0.926, R^2 = 0.010, n = 90, p = 0.338$; 不刈割施肥: $F_{C0F} = 0.949, R^2 = 0.011, n = 90, p = 0.333$), 而刈割的4种群落均为正线性相关, 其FD (x)与ANPP (y)的关系方程分别为: 中度刈割不施肥: $y_{C1NF} = 0.54x + 2.13 (F = 9.832, R^2 = 0.101, n = 90, p = 0.002)$; 中度刈割施肥: $y_{C1F} = 0.55x + 2.28 (F = 4.903, R^2 = 0.053, n = 90, p = 0.029)$; 重度刈割不施肥: $y_{C2NF} = 1.09x + 1.78 (F = 19.049, R^2 = 0.178, n = 90, p = 0.000)$; 重度刈割施肥: $y_{C2F} = 0.66x + 2.22 (F = 5.955, R^2 = 0.063, n = 90, p = 0.017)$ 。在C2NF群落中, 方程的斜率为1.091, ANPP的增加速度大于FD; 在其他群落, 斜率均小于1, ANPP的增加速度小于FD。

协方差分析的结果显示: 在不施肥(NF)群落, 刈割显著增加了FD-ANPP关系的斜率($F_{(2, 264)} =$

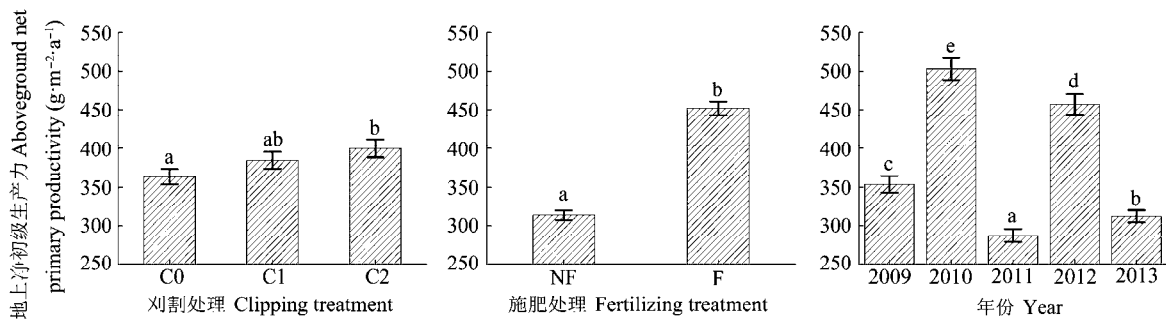


图2 刈割、施肥和年份对地上净初级生产力的影响(平均值±标准误差)。C0、C1、C2、F和NF分别表示不刈割、中度刈割、重度刈割、施肥和不施肥处理。标准误差上方相同的字母表示处理间差异不显著($p > 0.05$), 不同字母表示处理间差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 2 Effects of clipping, fertilizing and year on the aboveground net primary productivity (mean ± SE). C0, C1, C2, F and NF indicate no clipping, moderate clipping, heavy clipping, fertilizing and no fertilizing. The same letter above error bars indicates no difference among treatments ($p > 0.05$), and different letters indicate significant differences among treatments ($p < 0.05$).

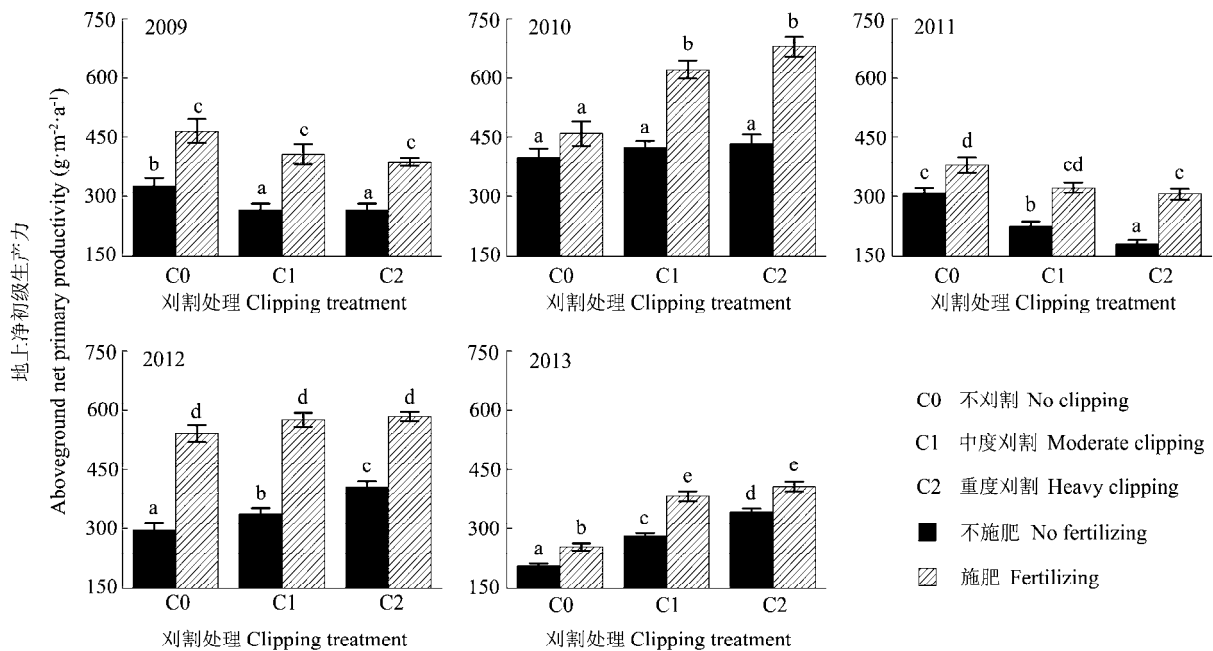


图3 2009–2013年刈割和施肥对地上净初级生产力的影响(平均值±标准误差)。标准误差上方相同的字母表示处理间差异不显著($p > 0.05$), 不同字母表示处理间差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 3 Effects of clipping and fertilizing on aboveground net primary productivity during 2009–2013 (mean ± SE). The same letter above error bars indicates no difference among treatments ($p > 0.05$), and different letters indicate significant differences between treatments ($p < 0.05$).

9.085, $p < 0.001$), 而减小了截距($F_{(1,264)} = 84\ 668.477$, $p < 0.001$); 在施肥(F)群落, 刈割同样增加了斜率($F_{(2,264)} = 3.433$, $p = 0.034$), 减小了截距($F_{(1,264)} = 95\ 056.370$, $p < 0.001$); 在中度刈割(C1)群落, 施肥对斜率影响不显著($F_{(1,176)} = 0.001$, $p = 0.977$), 但增加了截距($F_{(1,176)} = 66\ 760.585$, $p < 0.001$); 在重度刈割(C2)群落, 施肥后斜率也无显著变化($F_{(1,176)} = 1.343$, $p = 0.248$), 而截距增加($F_{(1,176)} = 57\ 280.001$,

$p < 0.001$)。上述结果说明, 刈割与否是决定FD-ANPP关系性质的首要因素, 因为不刈割时为无相关, 且与施肥无关, 而刈割后均为正相关。但刈割后正相关的特点受刈割强度和施肥与否的影响。也就是说, 刈割强度越大的群落ANPP随FD的变化速率越高, FD对ANPP的影响越强, 而施肥并不影响FD对ANPP的作用强度, 仅是同步提高了不同FD水平的ANPP。

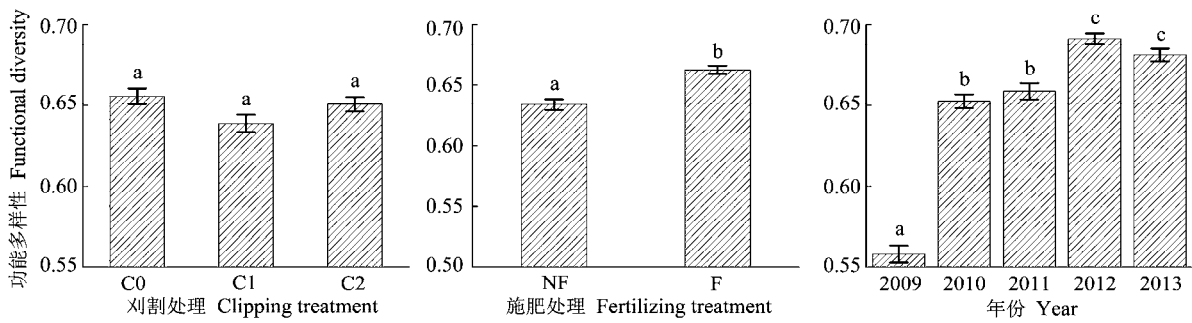


图4 刈割、施肥和年份对功能多样性的影响(平均值±标准误差)。C0、C1、C2、F和NF分别表示不刈割、中度刈割、重度刈割、施肥和不施肥处理。标准误差上方相同的字母表示处理间差异不显著($p > 0.05$), 不同字母表示处理间差异显著($p < 0.05$)。Fig. 4 Effects of clipping, fertilizing and year on the functional diversity (mean ± SE). C0, C1, C2, F and NF indicate no clipping, moderate clipping, heavy clipping, fertilizing and no fertilizing. The same letter above error bars indicates no difference among treatments, and different letters indicate significant differences between treatments ($p < 0.05$).

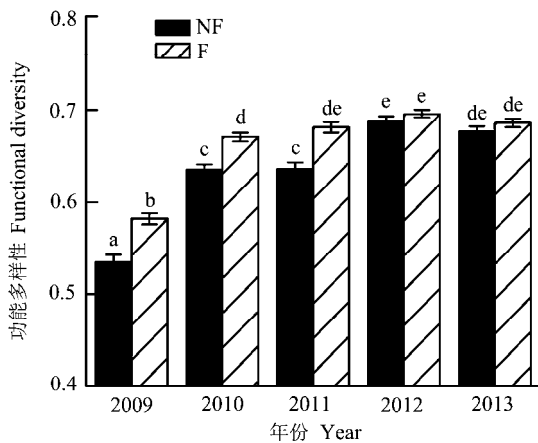


图5 2009–2013年施肥对功能多样性的影响(平均值±标准误差)。F, 施肥; NF, 不施肥。不同字母表示处理间差异显著($p < 0.05$)。Fig. 5 Effects of fertilizing on functional diversity during 2009–2013 (mean ± SE). F, fertilizing; NF, no fertilizing. Different letters indicate significant differences between treatments ($p < 0.05$).

3 讨论

3.1 刈割与施肥对ANPP和FD的影响

本研究表明, 增加刈割强度能提高ANPP (图2)。这种作用应该与刈割引起植物的超补偿生长(刘建军等, 2005)有关。周晓松等(2011)在同一样地的研究证实: 尽管刈割抑制了高大禾草的生长, 而莎草科植物以及一些阔叶类杂草的超补偿生长是导致群落ANPP增加的重要原因。施肥增加ANPP (图2)与很多研究结果(高本强等, 2014; Niu *et al.*, 2014; 杨晓霞等, 2014)相同, 因为施肥后高大的禾本科植物垂穗披碱草、莎草科植物矮生蒿草、阔叶双子叶植物

美丽风毛菊等很多植物种的重要值显著增加, 提高了群落初级生产力(周晓松等, 2011)。这也直观反映了受低温控制的高寒草甸土壤速效养分缺乏的实际, 而施肥则能有效地解除这一限制作用。

刈割强度处理间FD无显著差异(图4), 可能与Rao系数中包含的种间性状差异(d_{ij})和物种均匀度($P_i P_j$)这两个成分对刈割的不同响应有关。陈超等(2015)在本样地的研究表明: 随着刈割强度增加, 种间性状差异和物种均匀度分别表现为减小和增加的反向变化, 导致FD在刈割处理间无显著变化。

很多研究认为施肥后FD会随着物种的丧失而减小(Tilman & Downing, 1994; Hooper *et al.*, 2005; Moonen & Bàrberi, 2008), 我们利用采自2012年13个植物功能性状数据的研究也得到相同结果(陈超等, 2015)。但本文结果却显示施肥后FD的时间平均值(2009–2013)显著增加(图4)。Niu等(2014)认为施肥引起FD的变化与两个相反的机制有关: 一是竞争排斥会导致FD减小(Leibold, 1998; Grime, 2006; Mayfield & Levine, 2010); 二是共存物种间的生态位分化又会促使性状趋异, 引起FD增加(MacArthur & Levins, 1967; Navas & Violle, 2009; Mouchet *et al.*, 2010; Mason *et al.*, 2011), FD对施肥的响应取决于这两种机制的平衡(Niu *et al.*, 2014)。本文结果可能与第二种机制有关, 即共存物种生态位分化对FD的影响超过了物种丧失的作用。原因有以下2个: (1) 在本研究样地不施肥和施肥群落共有物种的比例仍高达93%和94%, 施肥降低物种多样性仅发生在不刈割处理, 而刈割处理的多样性并未下降(王海东

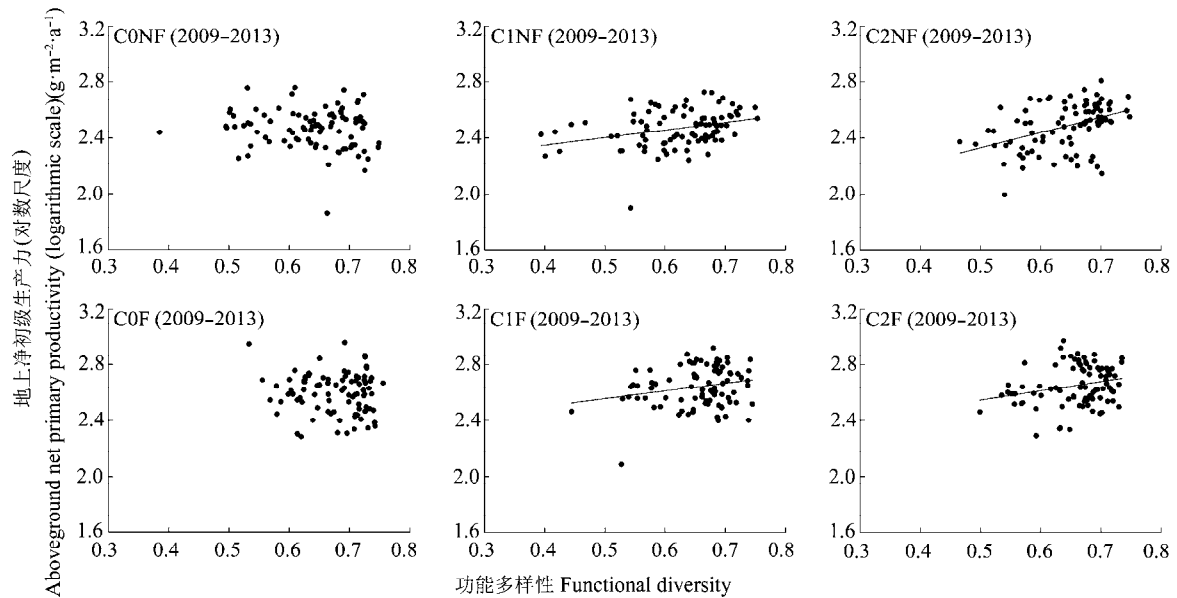


图6 2009–2013年刈割和施肥组合梯度中功能多样性和地上净初级生产力的关系(对数尺度)($p < 0.05$)。C0、C1、C2、F、NF 同图2。

Fig. 6 Relationships between functional diversity and aboveground net primary productivity (logarithmic scale) in different gradients of clipping and fertilizing treatments ($p < 0.05$). C0, C1, C2, F, NF see Fig. 2.

等, 2013)。由于物种的周转率仅为6%–7%，且多为稀有种，因此，尽管施肥显著降低了物种多样性和物种均匀度，但尚不足以导致FD显著减小。(2)在本样地及与之相邻的家畜放牧样地的研究显示，在不刈割+施肥处理或富养草地群落中，垂穗披碱草和异针茅等禾本科植物的优势度都很高，而阔叶杂类草的优势度则很低(臧岳铭等, 2009; 周晓松等, 2011)。说明施肥在解除土壤养分限制作用的同时也增强了种间的光竞争，施肥后引起物种在光资源利用上的不对称性竞争导致种间生态位分化，施肥群落FD的时间平均值较高。

3.2 ANPP和FD的年度动态

ANPP随时间呈现波动性下降的趋势(图2)，而施肥并未在根本上改变刈割处理间ANPP随年度变化的格局(图3)，因此，ANPP的波动性下降极有可能与年度间气候条件的变化有关。在干旱草原生态系统的很多研究也表明降水量与ANPP的波动具有极高的同步性(Isbell *et al.*, 2009)。然而，我们使用定位站地区2009–2013年年总降水量、生长季降水量、年平均气温、生长季平均气温和草地干燥度(即生长季积温/生长季降水量)与ANPP进行回归分析，发现相关性并不显著(p 值分别为0.594、0.692、0.733、0.683和0.613)，而且这些气候指标与ANPP的年度波动趋

势也不一致，说明ANPP的波动性下降与气候变化并无直接关系。同一样地的研究显示，长期刈割会显著降低植物的再生高度(李晓刚等, 2011)，植物趋于矮化以适应刈割扰动。我们推测本研究中ANPP的波动性下降可能与株高的变化有关。但回归分析显示二者并无相关性($p = 0.744$)。另有研究显示，长期刈割后植物根系贮藏的碳水化合物的大量消耗会降低植物的补偿再生能力，引起ANPP逐年降低(许志信等, 1993)。但由于本研究不刈割处理的ANPP也同样表现出逐年下降的趋势(图3)，因此，根系贮藏碳水化合物的变化也不能对此给出满意的解释。本研究中ANPP随年度波动性下降的原因还有待进一步研究。

本研究连续7年的刈割和施肥处理已经引起群落出现明显的异质性，不同处理控制下的实验草地正向不同的群落状态发展。尽管刈割对FD未产生显著影响，但施肥却提高了FD(图4)，反映了群落总体在种间性状差异和物种均匀度等方面发生分异的时间过程，即人为扰动形成的群落空间异质性导致群落总体的功能多样性随时间增大。此结果与空间异质性提高群落物种多样性的效应(Hooper *et al.*, 2005)相似。可以预计，随着时间的延续，群落总体FD将进一步变化，直至扰动因素与种内、种间相互

作用达到平衡为止。

3.3 FD-ANPP的关系模式

与很多研究不同的是, 本研究中FD-ANPP的时间相关性并未出现多种模式(Thompson *et al.*, 2005; Griffin *et al.*, 2009; 臧岳铭等, 2009; 吕亭亭等, 2014), 而是表现为不刈割群落的无相关及刈割群落的正线性相关两种模式, 而且相关模式的变化强度依赖于刈割强度, 与施肥无关(图6), 进一步证实了FD-ANPP关系与扰动因素存在密切联系的观点(Bernhardt-Römermann *et al.*, 2011; 李晓刚等, 2011)。

需要强调的是, 本研究主要关注FD-ANPP的时间相关性, 以期探讨自然群落在遭受某种环境外力影响后群落物种功能多样性与生产力关系的长期变化。本研究中的不刈割群落相当于封育恢复中的植物群落, 由于7年未受扰动, 群落已完全恢复到以高大的禾本科植物为优势种(周晓松等, 2011), 并对下层植物形成了稳固的光竞争格局, FD的分异减小, 并与ANPP无显著相关性(图6)。而在扰动条件下, 若扰动对多样性和生产力同时产生正效应, 就可能出现多样性与生产力的正相关关系(Loreau, 2000)。同理, 由于FD和ANPP对刈割扰动都呈正反应, 因此FD-ANPP关系表现为正相关(图6)。从生态互补的观点来看, 刈割扰动会释放一定的竞争空间, 植物能更加有效地利用各种资源。随着刈割强度增加, 释放的空间越大, 低矮植物逐渐成为优势种, 在相同的FD条件下, ANPP增幅也更大。因此, 刈割强度越大的群落, ANPP随FD的变化速率越高, FD对ANPP的影响越强(图6)。

综上所述, 刈割扰动和土壤资源状况共同影响着FD-ANPP的关系, 其中刈割扰动在决定二者关系性质时起主导作用。我们推测在放牧状态下的高寒草甸群落, 由多性状计算的功能多样性能较好地预测群落生产力的变化。而不刈割群落功能多样性的逐年下降及其生产力低于刈割群落, 表明长期禁牧并不利于高寒草甸的管理, 因此适当放牧并增加土壤可利用资源可以使多样性和生产力保持在较高水平。

基金项目 国家自然科学基金(31570425)。

致谢 感谢中国科学院北海高寒草甸生态系统定位研究站的支持, 同时也感谢陕西师范大学生态学研究室吕美强、陈超、李艳、关百盈、杜家丽等同学

在野外数据采集过程中的辛苦付出。

参考文献

- Bernhardt-Römermann M, Römermann C, Sperlich S, Schmidt W (2011). Explaining grassland biomass—The contribution of climate, species and functional diversity depends on fertilization and mowing frequency. *Journal of Applied Ecology*, 48, 1088–1097.
- Canadell JG, Pataki DE, Pitelka LF (2007). *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. Springer-Verlag, Berlin.
- Chapin FS III, Zavaleta ES, Eviner VT, Naylor RL, Vitousek PM, Reynolds HL, Hooper DU, Lavorel S, Sala OE, Hobbie SE, Mack MC, Díaz S (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405, 234–242.
- Chen C, Zhu ZH, Li YN, Yao TH, Pan SY, Wei XH, Kong BB, Du JL (2015). Effects of trait dissimilarity among species and species evenness on the relationship between species diversity and functional diversity in alpine meadow. *Acta Ecologica Sinica*, DOI: 10. 5846/stxb 201405070903. (in Chinese with English abstract) (in Press) [陈超, 朱志红, 李英年, 姚天华, 潘石玉, 卫欣华, 孔彬彬, 杜家丽 (2015). 高寒草甸种间性状差异和物种均匀度对物种多样性与功能多样性关系的影响. 生态学报, DOI: 10. 5846/stxb201405070903.](待发表)
- Díaz S, Cabido M (2001). Vive la différence: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 646–655.
- Gao BQ, Yuan ZQ, Wang BX, Gao H, Zhang R (2014). Effects of fertilization and clipping on species diversity, productivity and their relationship in subalpine meadow. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 417–424. (in Chinese with English abstract) [高本强, 袁自强, 王斌先, 高慧, 张荣 (2014). 施肥和刈割对亚高山草甸物种多样性与生产力及其关系的影响. 植物生态学报, 38, 417–424.]
- Griffin JN, Méndez V, Johnson AF, Jenkins SR, Foggo A (2009). Functional diversity predicts overyielding effect of species combination on primary productivity. *Oikos*, 118, 37–44.
- Grime JP (2006). Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science*, 17, 255–260.
- Hillebrand H, Matthiessen B (2009). Biodiversity in a complex world: Consolidation and progress in functional biodiversity research. *Ecology Letters*, 12, 1405–1419.
- Hooper DU (1998). The role of complementarity and competition in ecosystem responses to variation in plant diversity. *Ecology*, 79, 704–719.
- Hooper DU, Chapin FS III, 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 Mo-*

doi: 10.17521/cjpe.2015.0083

- nographs*, 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.
- Jiang XL, Zhang WG (2010). Functional diversity and its research method. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 2766–2773. (in Chinese with English abstract) [江小雷, 张卫国 (2010). 功能多样性及其研究方法. *生态学报*, 30, 2766–2773.]
- Kaiser J (2000). Rift over biodiversity divides ecologists. *Science*, 289, 1282–1283.
- Leibold MA (1998). Similarity and local co-existence of species in regional biotas. *Evolutionary Ecology*, 12, 95–110.
- Lepš J, Brown VK, Diaz Len TA, Gormsen D, Hedlund K, Kailová J, Korthals GW, Mortimer SR, Rodriguez-Barrueco C, Roy J, Regina IS, Van Dijk C, van der Putten WH (2001). Separating the chance effect from other diversity effects in the functioning of plant communities. *Oikos*, 92, 123–134.
- Lepš J, de Bello F, Lavorel S, Berman S (2006). Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: Practical considerations matter. *Preslia*, 78, 481–501.
- Li XG, Zhu ZH, Zhou XS, Yuan FR, Fan RJ, Xu ML (2011). Effects of clipping, fertilizing and watering on the relationship between species diversity, functional diversity and primary productivity in alpine meadow of China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 1136–1147. (in Chinese with English abstract) [李晓刚, 朱志红, 周晓松, 袁芙蓉, 樊瑞俭, 许曼丽 (2011). 刈割、施肥和浇水对高寒草甸物种多样性、功能多样性与初级生产力关系的影响. *植物生态学报*, 35, 1136–1147.]
- Li Y, Zhu ZH (2013). Optimal plant traits and plant functional types responsible to clipping, fertilizing and watering in alpine meadow. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 384–396. (in Chinese with English abstract) [李燕, 朱志红 (2013). 高寒草甸对刈割、施肥和浇水发生响应的最优植物性状集和功能型. *植物生态学报*, 37, 384–396.]
- Li YN, Wang QX, Gu S, Fu YL, Du MY, Zhao L, Zhao XQ, Yu GR (2004). Integrated monitoring of alpine vegetation types and its primary production. *Acta Geographica Sinica*, 59, 40–48. (in Chinese with English abstract) [李英年, 王勤学, 古松, 伏玉玲, 杜明远, 赵亮, 赵新全, 于贵瑞 (2004). 高寒植被类型及其植物生产力的监测. *地理学报*, 59, 40–48.]
- Liu JJ, Urano T, Mariko S, Mariko S, Oikawa T (2005). Influence of grazing pressures on belowground productivity and biomass in Mongolia steppe. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 25, 88–93. (in Chinese with English abstract) [刘建军, 浦野忠朗, 鞠子茂, 及川武久 (2005). 放牧对草原生态系统地下生产力及生物量的影响. *西北植物学报*, 25, 88–93.]
- Loreau M (2000). Biodiversity and ecosystem functioning: Recent theoretical advances. *Oikos*, 91, 3–17.
- Lü TT, Wang P, Yan H, Zhang W, Liao GD, Jiang HB, Zou CL, Sheng LX (2014). Relationship between functional diversity and productivity in meadow and marsh plant communities. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 405–416. (in Chinese with English abstract) [吕亭亭, 王平, 燕红, 张稳, 廖桂项, 姜海波, 邹畅林, 盛连喜 (2014). 草甸和沼泽植物群落功能多样性与生产力的关系. *植物生态学报*, 38, 405–416.]
- Macarthur R, Levins R (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 101, 377–385.
- Mason NWH, de Bello F, Doležal J, Lepš J (2011). Niche overlap reveals the effects of competition, disturbance and contrasting assembly processes in experimental grassland communities. *Journal of Ecology*, 99, 788–796.
- Mayfield MM, Levine JM (2010). Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters*, 13, 1085–1093.
- Mokany K, Ash J, Roxburgh S (2008). Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. *Journal of Ecology*, 96, 884–893.
- Moonen AC, Barberi P (2008). Functional biodiversity: An agroecosystem approach. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 127, 7–21.
- Mouchet MA, Villéger S, Mason NW, Moullot D (2010). Functional diversity measures: An overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24, 867–876.
- Naeem S (2002). Ecosystem consequences of biodiversity loss: The evolution of a paradigm. *Ecology*, 83, 1537–1552.
- Navas ML, Violle C (2009). Plant traits related to competition: How do they shape the functional diversity of communities? *Community Ecology*, 10, 131–137.
- Niu KC, Choler P, de Bello F, Mirotnick N, Du GZ, Sun SC (2014). Fertilization decreases species diversity but increases functional diversity: A three-year experiment in a Tibetan alpine meadow. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 182, 106–112.
- Pausas JG, Carreras J, Ferré A, Font X (2003). Coarse-scale plant species richness in relation to environmental heterogeneity. *Journal of Vegetation Science*, 14, 661–668.
- Petchey OL, Gaston KJ (2002). Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 5, 402–411.
- Petchey OL, Gaston KJ (2006). Functional diversity: Back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9, 741–758.
- Pillar VD, Duarte LDS, Sosinski EE, Joner F (2009). Discriminating trait-convergence and trait-divergence assembly patterns in ecological community gradients. *Journal of*

- Vegetation Science*, 20, 334–348.
- Schleuter D, Daufresne M, Massol F, Argillier C (2010). A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs*, 80, 469–484.
- Thompson K, Askew AP, Grime JP, Dunnett NP, Willis AJ (2005). Biodiversity, ecosystem function and plant traits in mature and immature plant communities. *Functional Ecology*, 19, 355–358.
- Tilman D, Downing JA (1994). Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, 367, 363–365.
- Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E (1997). The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277, 1300–1302.
- Tilman D, Reich PB, Knops J, Wedin D, Mielke T, Lehman C (2001). Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science*, 294, 843–845.
- Tilman D, Wedin D, Knops J (1996). Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, 379, 718–720.
- Wang CT, Long RJ, Wang QJ, Jing ZC, Ding LM (2005). Relationship between species diversity and productivity in four types of alpine meadow plant communities. *Chinese Journal of Ecology*, 24, 483–487. (in Chinese with English abstract) [王长庭, 龙瑞军, 王启基, 景增春, 丁路明 (2005). 高寒草甸不同草地群落物种多样性与生产力关系研究. *生态学杂志*, 24, 483–487.]
- 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.]
- Xu ZX, Batu CL, Wei ZJ, Duan CQ, Zhao G, Zhaohe ST (1993). Relationship between herbage regrowth and dynamics of carbohydrate storage. *Acta Prataculturae Sinica*, 2(4), 13–18. (in Chinese with English abstract) [许志信, 巴图朝鲁, 卫智军, 段淳清, 赵刚, 昭 and 斯图 (1993). 牧草再生与贮藏碳水化合物含量变化关系的研究. *草业学报*, 2(4), 13–18.]
- 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.]
- Yang ZL, van Ruijven J, Du GZ (2011). The effects of long-term fertilization on the temporal stability of alpine meadow communities. *Plant and Soil*, 345, 315–324.
- Zang YM, Zhu ZH, Li YN, Wang WJ, Xi B (2009). Effects of species diversity and functional diversity on primary productivity of alpine meadow. *Chinese Journal of Ecology*, 28, 999–1005. (in Chinese with English abstract) [臧岳铭, 朱志红, 李英年, 王文娟, 席博 (2009). 高寒矮嵩草草甸物种多样性与功能多样性对初级生产力的影响. *生态学杂志*, 28, 999–1005.]
- Zhao XQ (2009). *Global Change and Ecological System in Alpine Meadow*. Science Press, Beijing. 78. (in Chinese) [赵新全 (2009). 高寒草甸生态系统与全球变化. 科学出版社, 北京. 78.]
- Zhou XS, Zhu ZH, Li YN, Yuan FR, Fan RJ (2011). Community compensatory mechanism under clipping, fertilizing and watering treatment in alpine meadow. *Journal of Lanzhou University (Natural Sciences)*, 47(3), 50–57. (in Chinese with English abstract) [周晓松, 朱志红, 李英年, 袁芙蓉, 樊瑞俭 (2011). 刈割、施肥和浇水处理下高寒矮嵩草草甸补偿机制. *兰州大学学报 (自然科学版)*, 47(3), 50–57.]
- Zhu ZH, Wang G (1996). An approach to analyzing nature of community structure: With examples of alpine meadow and alpine bushland. *Acta Phytoecologica Sinica*, 20, 184–192. (in Chinese with English abstract) [朱志红, 王刚 (1996). 群落结构特性的分析方法探讨——以高寒草甸和高寒灌丛为例. *植物生态学报*, 20, 184–192.]
- Zhu ZH, Wang G, Zhao SL (1994). Dynamics and regulation of clonal ramet population in *Kobresia humilis* under different stocking intensities. *Acta Ecologica Sinica*, 14, 40–45. (in Chinese with English abstract) [朱志红, 王刚, 赵松龄 (1994). 不同放牧强度下矮嵩草(*Kobresia humilis*)无性系分株种群的动态与调节. *生态学报*, 14, 40–45.]
- Zhu ZH, Wang XA, Li YN, Wang G, Guo H (2012). Predicting plant traits and functional types response to grazing in an alpine shrub meadow on the Qinghai-Tibet Plateau. *Science China Earth Sciences*, 55, 837–851.

责任编辑: 张金屯 责任编辑: 王 葳