

DOI: 10.20103/j.stxb.202411262897

陈华, 李芳迪, 洛松土登, 张利莎, 陈曦, 许世群, 周天阳, 王长庭. 模拟雪被厚度变化对川西北高寒草甸多功能性的影响. 生态学报, 2025, 45(13):

Chen H., Li F. D., Luo Songtudeng, Zhang L. S., Chen X., Xu S. Q., Zhou T. Y., Wang C. T. Effects of snow cover depth changes on multifunctionality of alpine meadows in southwestern Sichuan Province. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(13): - .

模拟雪被厚度变化对川西北高寒草甸多功能性的影响

陈 华¹, 李芳迪¹, 洛松土登¹, 张利莎¹, 陈 曦², 许世群², 周天阳^{2,*}, 王长庭²

¹ 西南民族大学畜牧兽医学院, 成都 610041

² 西南民族大学草地资源学院, 成都 610041

摘要: 全球气候变化已经严重影响到生物多样性和生态系统功能。气候变化背景下, 关于雪被这一重要环境因子如何影响生态系统功能及其多功能性的探究还不足。基于十年(2013—2023)的积雪控制实验, 通过在冬季人工增减地表雪被厚度, 包括除雪、自然雪被厚度、2 倍、3 倍及 4 倍自然雪被厚度五个处理, 研究了十年的雪被厚度变化对川西北高寒草甸多种植被、土壤功能及其多功能性的影响。研究表明, 雪被厚度显著改变了群落物种丰富度, 表现为在除雪条件下显著高于其它处理, 但对 Simpson 指数、均匀度指数、功能多样性以及不同的群落性状均值(叶面积、比叶面积、叶片干物质含量及株高)影响均较小。除地上生产力外, 雪被厚度对多种植被、土壤功能及其多功能性具有显著影响, 表现为随雪被厚度的增加, 地下生产力、总碳、总氮、总磷以及多功能性呈现增加的趋势, 而土壤持水力呈现降低趋势, 群落盖度在自然及 3 倍自然雪被厚度处理下较低。多元回归分析发现不同维度的多样性(物种多样性, 功能多样性)对不同功能的影响均较小。结构方程模型分析表明雪被厚度的增加直接提高了高寒草甸生态系统多功能性, 并对功能多样性和土壤 pH 分别有直接的负和正效应, 但本研究未发现雪被厚度通过改变生物多样性来间接调控草地生态系统多功能性的明确证据。总的来说, 本研究为深入理解雪被厚度变化对川西北高寒草甸生态系统的影响提供了新的理论视角, 同时也为该区域制定针对性的草地管理和生态保护策略提供了科学依据。

关键词: 雪被变化; 高寒草甸; 物种多样性; 功能多样性; 生态系统多功能性

Effects of snow cover depth changes on multifunctionality of alpine meadows in southwestern Sichuan Province

CHEN Hua¹, LI Fangdi¹, LUO Songtudeng¹, ZHANG Lisha¹, CHEN Xi², XU Shiqun², ZHOU Tianyang^{2,*}, WANG Changting²

¹ College of Animal and Veterinary Sciences, Southwest Minzu University, Chengdu 610041, China

² College of Grassland Resources, Southwest Minzu University, Chengdu 610041, China

Abstract: Global climate change has profoundly impacted biodiversity and ecosystem functions. However, research on how snow cover, a critical environmental factor, influences ecosystem functions and multifunctionality under the context of climate change remains insufficient. Based on a decade-long snow manipulation experiment (2013—2023), this study investigated the effects of snow cover depth on various ecosystem functions and multifunctionality in alpine meadows in southwestern Sichuan province. The experiment included five snow manipulation treatments during winter: snow removal, natural snow cover depth, and 2×, 3×, and 4× natural snow cover depth. The results showed that snow cover depth significantly altered community species richness, with significantly higher richness under the snow removal treatment than

基金项目: 四川省自然科学基金(2024NSFSC1235), 国家自然科学基金(U20A2008), 第二次青藏高原综合科学考察研究项目(2019QZKK0302-02), 中央高校基本科研业务(ZYN2024049)

收稿日期: 2024-11-26; 网络出版日期: 2025-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: tianyang.zhou@swun.edu.cn

under other treatments. However, its effects on the Simpson index, evenness index, functional diversity, and community-weighted mean traits (leaf area, specific leaf area, leaf dry matter content, and plant height) were minimal. Apart from aboveground productivity, snow cover depth significantly influenced multiple functions and multifunctionality. Specifically, increasing snow cover depth was associated with higher belowground productivity, total carbon, total nitrogen, total phosphorus, and multifunctionality, whereas soil water holding capacity decreased. Community cover was lowest under natural and 4× natural snow cover treatments. Multiple regression analysis revealed that the influence of different dimensions of diversity (species diversity and functional diversity) on various functions was relatively minor. Structural equation modeling showed that increased snow cover depth directly enhanced the multifunctionality of alpine meadow and had direct negative and positive effects on functional diversity and soil pH, respectively. However, this study did not find clear evidence that snow cover depth indirectly regulates grassland ecosystem multifunctionality by altering biodiversity. This study not only provides a new theoretical perspective for understanding the impact of snow cover changes on alpine meadow ecosystems but also offers a scientific basis for developing targeted grassland management and ecological protection strategies in the future.

Key Words: changed snow cover; alpine meadow; biodiversity; functional diversity; ecosystem multifunctionality

积雪作为一种重要的环境因子,其格局在气候变化背景下正发生显著变化^[1]。然而,降雪格局的改变对生态系统多功能性的影响强度及方向仍不明确,尤其是在对气候变化高度敏感的青藏高原地区。积雪是影响生态系统过程的重要因素,积雪厚度、积雪密度和雪水当量等属性的变化直接作用于土壤条件、进而影响土壤生物、植物群落以及生态系统等^[2-4]。具体而言,雪被具有隔离保温作用,研究表明积雪厚度大于 30 cm 时能有效地隔离寒冷气温,为地下生命活动提供相对稳定的环境条件^[5-7];另外,雪被还可以通过改变太阳辐射来改变土壤热通量,在一定程度上控制着高寒生态系统生长季长度以及土壤温度,潜在影响了高寒草甸植被群落地上组织及地下根系的生长发育,最终影响到高寒生态系统中碳、氮循环过程^[8];其次,雪被厚度能够调节土壤水分的分布^[9],这对于干旱和半干旱地区的草地尤为重要,因为水分是调节这些地区的草地生态系统生产力、物种组成以及群落稳定性的关键因素。但近年来,全球气候变暖推动着积雪面积减少、积雪期缩短以及积雪深度的变化,研究表明北半球中高纬度的雪被面积在近 30 年减少了 10%,并存在继续减少的趋势^[10]。近期针对青藏高原的研究也表明青藏高原地区的积雪虽没有呈现显著的下降趋势,但是降雪量在年际间的变异性较高,从而可能对高寒生态系统造成严重影响^[11]。因此通过研究雪被厚度变化对川西北高寒草甸多种功能及多功能性的影响,可以为全球气候变化背景下高寒草甸的可持续发展提供科学依据。

生态系统多功能性(ecosystem multifunctionality, EMF)即生态系统在同一时间或空间内提供多种生态功能的能力,包括养分循环、初级生产力、分解作用等^[12-13]。以往研究多关注气候变化与单一生态系统功能之间的关系^[14],然而气候变化,特别是降雪变化,如何同时影响生态系统的多种功能还不清楚。之前的研究表明,生物多样性是维持生态系统多功能性的关键生物因素。比如一项对青藏高原草地的调查研究发现,植物物种丰富度显著提高了生态系统多功能性,并且其效应受到气候的调节^[15]。这是由于不同物种的生态位以及对资源的利用方式不同,具有更加多样化物种组成的群落,会更高效地利用资源从而导致群落的功能更高^[16]。近年来,其它维度多样性的作用,如功能多样性,越发受到关注,因为它由物种的功能性状及该物种在群落中的相对多度计算而来,因此能更好地反映出物种间的生态位互补效应^[17]。同时,植物功能性状也被认为是影响生态系统多功能性的重要生物因素。当群落由功能保守型性状占主导时(如高叶片干物质含量、低比叶面积),其生产力较低;当群落由功能获取型性状占主导时(如高比叶面积、低叶片干物质含量),群落的生产力较高而稳定性较低^[18-19]。除生物因素外,非生物因素对生态系统多功能性也发挥了重要作用。例如土壤 pH 可以影响植物生长,以及微生物群落结构和组成,从而间接地影响生态系统多功能性。在中国干旱草地的研究发现土壤 pH 和生态系统多功能性之间存在显著的负相关关系,并且这种关系受到土壤水分的调

控^[20]。目前,有关降雪格局改变对高寒草甸生物多样性、功能性状、土壤理化性质的影响,以及是否通过这些因子来间接调控生态系统多功能性的研究还相对较少。

我国的积雪资源丰富,主要分布在东北、西北和青藏高原等地区。青藏高原地势复杂,积雪地理分布极不均匀,是亚欧大陆的重要积雪区域,对北半球乃至全球气候变化有指示意义^[21]。作为我国独特的草地生态系统,高寒草甸是青藏高原多年冻土区最主要的植被类型^[22],对全球气候变化的响应具有较高的敏感性^[3]。随着全球气候变化,高寒草甸生态系统的功能相较于其它生态系统更为脆弱。因此,探究雪被对高寒草甸生态系统多功能性的影响是维持该区域草地健康发展,缓解该区域草畜矛盾的关键一环。本研究基于长达十年(2013—2023)的雪被控制实验,对青藏高原高寒草甸多功能性如何响应十年的雪被厚度变化进行探究,旨在回答以下问题:(1)群落生物多样性、群落功能性状加权均值、生态系统功能及多功能性如何响应雪被厚度的改变;(2)雪被、生物多样性及其交互效应对生态系统功能及多功能性的影响;(3)雪被对高寒草甸生态系统多功能性的直接及间接影响。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

研究区位于青藏高原东缘的四川省红原县境内西南民族大学青藏高原基地(102°34′21″E, 32°49′38″N, 图1),平均海拔3494 m。该区域气候属于大陆性高寒温带半湿润季风气候,日温差大,霜冻期长。年均气温1.1℃,最高月均温10.9℃,最低月均温-10.3℃,年降水量为650—800 mm,主要降水集中在5—8月^[23]。该区域主要植被类型为高寒草甸,主要草甸类型为矮嵩草草甸,植被盖度可达80%以上,最高高度达60 cm。主要优势种包括:莎草科矮嵩草(*Kobresia humilis*)、苔草(*Carex enervis*),禾本科垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、剪股颖(*Agrostis clavata*),豆科异叶米口袋(*Tibetia himalaica*)、黄花棘豆(*Oxytropis ochrocephala*),以及杂类草钝苞雪莲(*Saussurea nigrescens*)、条叶银莲花(*Anemone trullifolia*)和二裂委陵菜(*Potentilla bifurca*)等,土壤类型为寒冻新成土^[24]。

1.2 实验设计

于2013年非生长季(11月),在研究区内选取面积为30 m×30 m,地势平坦具有典型代表性的矮嵩草草甸作为试验样地,采用完全随机试验设计,均匀布设25个2 m×2 m的小样方,各小样方间至少距离2 m作为缓冲区。在布设实验样地之前,我们先调查了红原县域近30年的雪被厚度情况,分析表明降雪季节从每年10月开始到次年的5月结束。近30年的冬季雪被厚度均值为1.04 cm(图1),无显著的年际间变化趋势,但是年际间变动较大,最大值为4.46 cm(1993年,是均值的4.29倍),最小值为0.17 cm(1987年)。据此,样地内共设置五个雪被梯度,分别为人工除去积雪(S0)、自然雪被厚度(CK)、自然雪被厚度的2倍(S1)、3倍(S2)和4倍(S3),每个处理5个重复(图1)。每年十月至次年5月,降雪发生后(地表积雪厚度超过1 cm)从样地外的积雪场收集相应的积雪转移到各处理小样方中(实验从2013年开始持续至今(2023年),目前共10年)。积雪场中设置了多个2 m×2 m的防水防雨布,并用钉子固定。降雪结束后,将钉子拔出,将防雨布上收集的积雪均匀堆积于S1、S2和S3处理。S1、S2和S3的积雪处理分别由一块、两块和三块防雨布上的积雪组成,除雪处理靠人工手动铲除地表积雪。非生长季结束后,所有防雨布都被移除。

1.3 植物群落调查及植物功能性状测定

草地群落调查在每年8月(生长季后期)展开(本研究所有分析均使用2023年的调查数据),使用50 cm×50 cm大小的样方框在每个小样方内开展植物群落调查。记录调查框内所有草本植物名称、高度,并估测各物种及不同功能群的分盖度及群落总盖度。然后在调查框内齐地剪下所有植物的地上组织,按物种分类装入纸袋内带回实验室,放置于65℃的烘箱内24h至恒重后对各物种进行称重,小样方内所有物种的干重总和即为群落的地上生产力。待群落植物调查完成后,开展地下生产力的测定。使用直径5 cm、高10 cm的土钻在植物调查样方内随机取0—10 cm土层的土壤样品2钻,放入保鲜盒带回实验室进行下一步分析。将取得

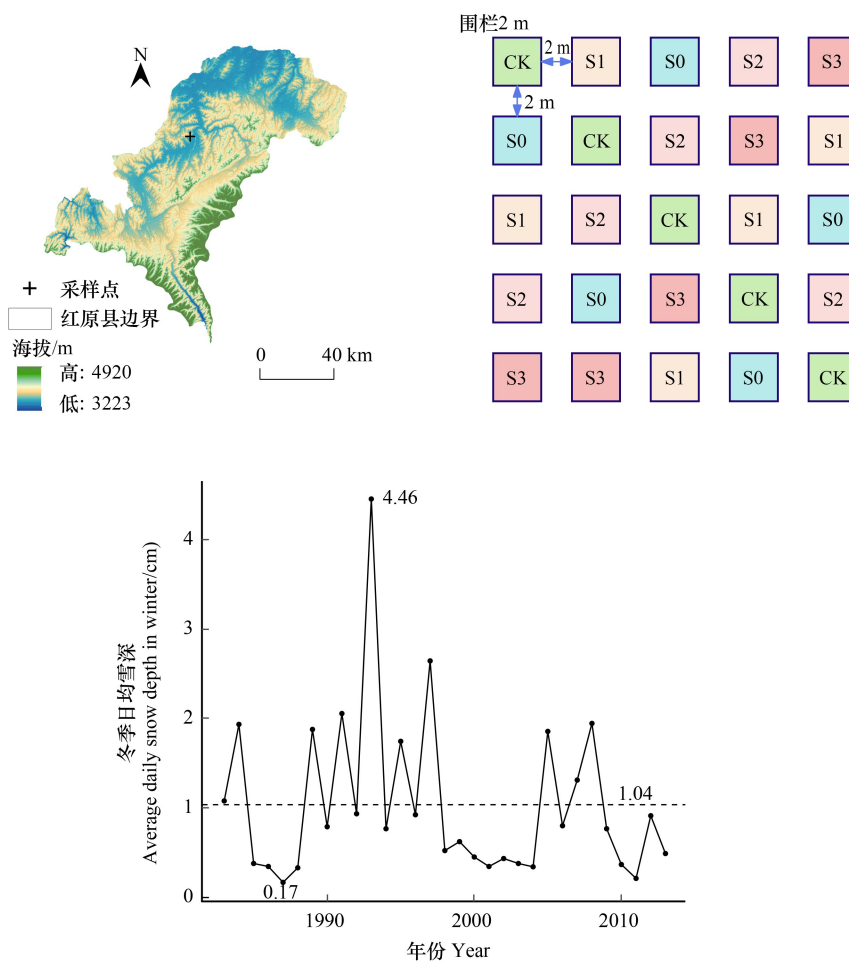


图1 研究区概况及实验设计

Fig.1 Information of study site and experimental Design Diagram

CK:对照组 control treatment; S0:除雪处理 remove snow cover; S1:两倍自然雪 double natural snow cover; S2:三倍自然雪 triple natural snow cover; S3:四倍自然雪 quadruple natural snow cover; 历史降雪图中的虚线表示近 30 年(1983—2013)红原县冬季日均雪深为 1.04 cm

的土壤样品过筛(孔径 1 mm)后,用清水洗净得到植物根系,再将根系放入纸袋置于 65℃烘箱中 24 h 至恒重得到根系质量,将每个样方内的 2 份根系干重计算均值得到该样方的地下生产力指标。

植物功能性状的测定采用全株挖掘法^[25],采集常见物种(每个雪被处理梯度内均存在的物种,约 20 种,其质量占群落总生物量 70%以上)10—20 株个体用于功能性状的测定,各物种所采集个体的生长及发育情况尽量相似。我们将采集的个体放入保鲜盒中带回实验室进行下一步分析。我们选取了 4 个与植物生长、发育相关的地上性状,包括株高(H , cm)、叶面积(LA , cm^2)、叶片干物质含量(LDMC, g)和比叶面积(SLA, cm^2/g)。植物的株高测定采用直尺进行测量,然后记录叶片数量,选取健康成熟的叶片 5 片,利用平板扫描仪(CanoScan5600F, Canon, Tokyo, Japan)扫描后借助 ImageJ 软件计算叶面积指数。将扫描后的叶片放置于天平进行称量(精度为 0.000 1 g),得到叶片新鲜质量,然后将叶片装入纸袋内,在 105℃杀青 30 min 后放置于 65℃烘箱内烘 24 h 至恒重,用天平称量得到叶片干质量,叶片干物质含量为干质量与新鲜质量的比值,比叶面积为叶面积与叶片干质量的比值。

1.4 土壤理化性质测定

在生长季末期对土壤样品进行采集,在各个 2 m×2 m 的实验小区内,使用直径 5 cm 的土钻分别在土壤 0—10 cm 处采集土壤样品。在每个小样方内随机取样 3 次,然后将 3 次采集的分层样品混匀装入自封袋,为

1 个土壤样品,并手动去除土壤中杂物如石块、根系和凋落物等,装入保温箱,带回实验室进行下一步分析。土壤总碳、总氮采用元素分析仪(Elementar, Vario macro cube, Germany)(杜马斯燃烧法)测定;土壤总磷采用连续流动分析仪测定(Alliance, Proxima, France)(钼锑抗比色法);土壤 pH 值的测定采用电极法(水土比为 2.5:1)。土壤持水力的测定如下^[26]:

$$C_{\max} = \frac{(m_1 - m_0)}{V}$$

式中, m_0 、 m_1 分别为环刀及环刀内土壤干重、水中浸泡 12 h 后的土壤重量(g); V 为环刀容积(cm^3); $C_{\max}$ 为最大持水力(g/cm^3)。

此外我们使用温湿度记录仪(YM-01A, 中国)测量了生长季(2021 年 7 月)和非生长季(2022 年 1 月)各处理下的 0—10 cm 土壤温、湿度,发现土壤含水率在生长季随雪被厚度的增加呈现增加趋势(S0、CK、S1、S2 和 S3 分别为 47.50%、48.24%、48.79%、49.35%和 50.09%),在非生长季变化趋势不明显;土壤温度在非生长季呈现随雪被厚度增加而降低的趋势(S0、CK、S1、S2 和 S3 分别为 -1.4°C 、 -2.15°C 、 -2.28°C 、 -4.26°C 和 -5.43°C),但各处理下的土壤温度生长季的变化趋势不明显(表 1)。

表 1 不同雪被厚度处理下的土壤温、湿度月均值

Table 1 Monthly averages of soil temperature and moisture under different snow depth treatments

时间 Time	指标 Index	S0	CK	S1	S2	S3
2021-07	土壤含水率/%	47.50	48.24	48.79	49.35	50.09
2022-01	土壤含水率/%	6.14	5.42	5.61	5.98	6.90
2021-07	土壤温度/ $^\circ\text{C}$	13.99	15.21	15.21	14.60	13.78
2022-01	土壤温度/ $^\circ\text{C}$	-1.40	-2.15	-2.28	-4.26	-5.43

CK: 对照组 control treatment; S0: 除雪处理 remove snow cover; S1: 两倍自然雪 double natural snow cover; S2: 三倍自然雪 triple natural snow cover; S3: 四倍自然雪 quadruple natural snow cover

1.5 群落生物多样性和群落性状加权均值的计算

本研究采用两个维度的多样性指标:物种多样性(species diversity)和功能多样性(functional diversity)。其中物种多样性又包括物种丰富度指数、Simpson 指数和均匀度指数。物种丰富度指数(S)指的是群落内不同物种的数量,Simpson 指数和均匀度指数计算公式如下^[27]:

$$\text{Simpson 指数}(D): D = 1 - \sum P_i^2$$

$$\text{Pielou 的均匀度指数}(J): J = \frac{-\sum P_i \ln P_i}{\ln S}$$

式中, P_i 是物种 i 在群落内的相对重要值, S 为群落的物种丰富度。

三种功能多样性指标分别为功能丰富度指数(functional richness index, FRic),功能分散指数(functional dispersion index, FDis),功能分异指数(functional divergence index, FDiv),它们的计算公式如下^[28]:

$$\text{FRic} = \frac{SF_{ci}}{R_c}$$

式中, SF_{ci} 为群落 i 内物种占据的生态位空间, R_c 为性状 c 的绝对范围。

$$\text{FDis} = \frac{\sum a_j z_j}{\sum a_j}$$

式中, a_j 为物种 j 的多度, z_j 为物种 j 到加权质心的距离。

$$\text{FDiv} = \frac{\Delta d + dG}{\Delta |d| + dG}$$

$$\Delta |d| = \sum_{i=1}^s \times w_i \times |dG_i - \overline{dG}|$$

$$\Delta d = \sum_{i=1}^s \times w_i \times (dG_i - \overline{dG})$$

式中, dG_i 是欧氏距离, 根据凸多边形方法, 即计算各物种性状距离该凸多边形重心点的距离差之平方和开方获得, $\overline{dG}$ 是各物种性状欧式距离的均值, $\Delta |d|$ 是对 Δd 计算时取距离差绝对值所得。

此外, 根据每个物种在物种水平的性状均值及其在群落中的生物量占比, 计算出了每个样方的群落性状加权均值 (CWM), 包括株高 (CWM_h)、叶面积 (CWM_{la})、叶片干物质含量 (CWM_{ldmc}) 和比叶面积 (CWM_{sla}), 计算公式如下^[29-30]:

$$CWM = \sum_{i=1}^S \times P_i \times t_i$$

式中, P_i 为物种 i 的相对生物量, t_i 为物种 i 的性状值。上述指标在 R 语言中使用“vegan”包和“FD”包计算得到^[31-32]。

1.6 生态系统多功能性的计算

多功能性的计算采用了七种生态系统功能, 包括地上生产力、地下生产力、群落盖度、土壤持水力和土壤总碳、氮、磷。本文中使用平均值法来计算生态系统的多功能性, 该法指的是将不同功能的测定值进行标准化后 (Z-Score 法) 计算其平均值, 最后得到一个可以代表所测功能平均水平的指数, 即多功能性指数 (multifunctionality index)。平均值法的计算公式如下^[33]:

$$MF_a = \frac{1}{F} \sum_{i=1}^F g(r_i(f_i))$$

式中, F 表示测定的功能数, f_i 表示功能 i 的测定值, r_i 是将 f_i 转换成正值的数学函数, g 表示将所有的测定值标准化。

1.7 数据分析

为了探究雪被厚度对群落多样性 (物种多样性和功能多样性)、群落性状加权均值 (CWM_h、CWM_{la}、CWM_{sla} 和 CWM_{ldmc})、生态系统功能 (地上生产力、地下生产力、群落盖度、土壤持水力和土壤总碳、氮、磷) 及多功能性的影响, 我们采用了单因素方差分析 (One-way ANOVA)。分析之前先将因变量作对数转换, 以满足模型残差正态化及方差齐性的模型检验要求。为了探究雪被厚度、生物多样性及其交互效应如何影响生态系统功能及多功能性, 我们采用了多元线性回归模型 (multiple regression model), 雪被厚度、生物多样性及其交互项作为自变量。最后, 我们采用了结构方程模型 (structural equation model) 来探究积雪对生态系统多功能性的直接及间接影响。根据之前的研究结果, 我们先建立了一个模型框架, 该框架包括了物种丰富度、功能多样性 (FDis)、群落性状加权均值、土壤 pH 以及雪被对多功能性影响的直接路径, 以及雪被通过物种丰富度、功能多样性、群落性状加权均值和土壤 pH 对多功能性影响的间接路径。为了简化模型, 我们对群落性状加权均值进行了 PCA (Principal Component Analysis) 降维处理。根据 PCA 分析结果, 主成分的第一轴 (PC1) 解释了 71% 的数据变异, PC1 与 CWM_{la} 和 CWM_{sla} 呈负相关, 而与 CWM_{ldmc} 和 CWM_h 呈正相关。结构方程模型分析采用 R 语言中“piecewiseSEM”包进行, 我们使用 Akaike 信息准则 (AIC) Fisher's C 统计量 ($P > 0.05$) 来估计模型的拟合优度。以上分析均在 R 语言中进行。

2 结果与分析

2.1 雪被厚度对多样性和群落加权性状的影响

结果表明, 雪被厚度显著改变了高寒草甸群落的物种丰富度 (图 2)。具体表现为除雪处理下物种丰富度 (23.4 ± 0.51 , $P < 0.05$) 显著高于其它处理, 随着雪被厚度的增加, 物种丰富度呈现出增加的趋势。但雪被厚度对 Simpson 指数和均匀度指数的影响较小 ($P > 0.05$)。同样地, 方差分析结果表明雪被厚度对功能多样性的影

响也较小,并且其效应对三种功能多样性指标并不一致。例如在 S2 处理下,功能分化指数(2.08 ± 0.01)和功能差异性指数(0.89 ± 0.03)较高,而功能丰富度指数(6.15 ± 0.58)较低(图 2)。

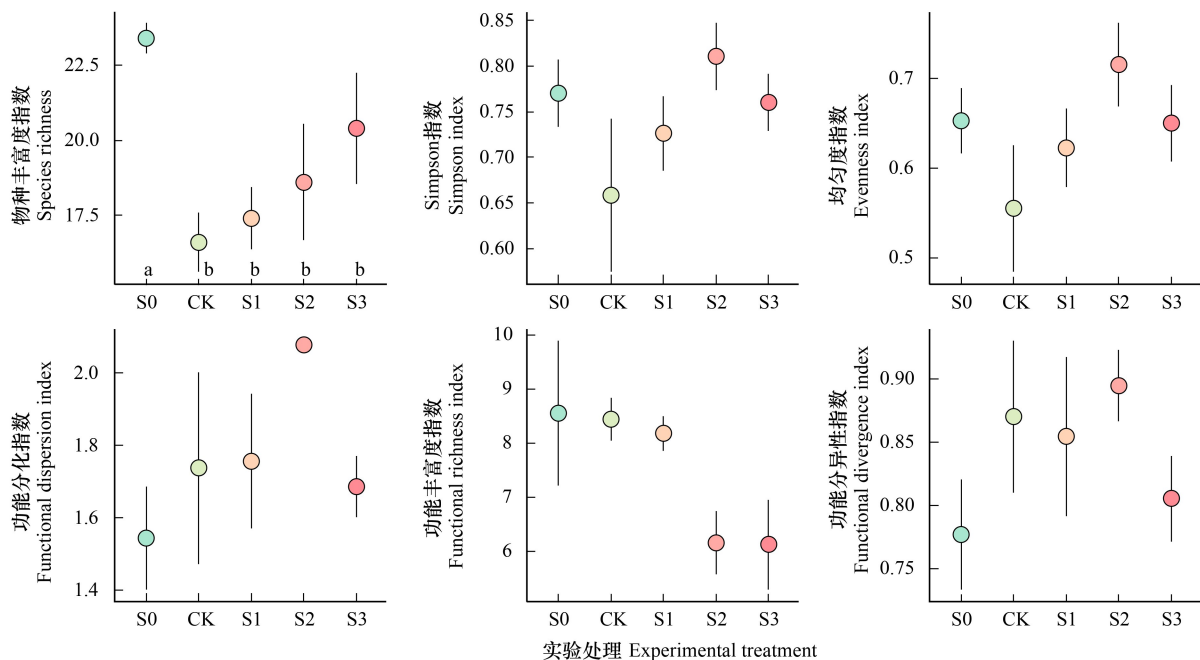


图 2 雪被厚度对不同维度多样性的影响 (平均值±标准误)

Fig.2 Effects of snow cover depth on different dimension of diversity indices (mean±SE)

不同字母表示多样性指标在不同雪被厚度下存在显著差异 ($P < 0.05$)

实验发现雪被厚度对群落加权水平的性状均值,包括叶面积、比叶面积、叶片干物质含量以及株高的影响均较弱(图 3)。尽管雪被厚度对群落加权水平的性状均值影响不显著,功能性状对雪被厚度变化的响应方式不一致,比如,叶面积在 S0 最低(4.42 ± 0.87) cm^2 ,而叶片干物质含量($0.42\% \pm 0.02\%$)和株高(23.87 ± 3.27) cm 在 S0 最高($P > 0.05$);叶面积(7.22 ± 0.50) cm^2 在 S2 最大,而株高(16.47 ± 0.49) cm 在 S2 最小($P > 0.05$)。

2.2 雪被厚度变化对不同功能及多功能性的影响

雪被厚度对生态系统功能及多功能性的影响如图 4 所示。雪被厚度对地上生产力没有显著影响($P > 0.05$),而显著地改变了地下生产力($P < 0.05$),地下生产力在 S0 处理下最低(79.59 ± 14.04) g/m^2 ,随雪被厚度的增加而增加;群落盖度在 S1 处理下最高($94.60\% \pm 1.29\%$),而 S3 处理下的群落盖度最低($66.00\% \pm 6.41\%$),并显著低于 S0($91.00\% \pm 1.87\%$)、S1 和 S2($89.00\% \pm 2.92\%$)处理下的群落盖度($P < 0.001$,图 4);土壤持水力在 CK 和 S0 处理下最高,并显著高于 S1、S2 和 S3 处理下的土壤持水力($P < 0.001$,图 4);土壤总碳、总氮和总磷均在除雪处理和 CK 下较低,并随雪被厚度的增加而增加,当雪被厚度达到自然降雪的 4 倍时(即 S3)达到最大值,土壤总碳、总氮和总磷分别为:(42.23 ± 0.54) g/kg),(3.22 ± 0.07) g/kg),(0.89 ± 0.08) g/kg);对多功能性的分析发现,随雪被厚度的增加多功能性呈现出增加的趋势,多功能性具体表现为:S2 > S3 > S1 > S0 > CK (图 4, $P < 0.05$)。

2.3 雪被厚度和生物多样性对生态系统功能及多功能性的交互效应

多元回归结果表明雪被厚度与地下生产力、土壤总碳、土壤总氮、土壤总磷以及多功能性呈现显著的正相关关系,与土壤持水力呈负相关关系,而与地上生产力和群落盖度关系不显著(图 5);而生物多样性,包括物种丰富度和功能多样性,与多种功能及多功能性均无显著的关系;此外,物种丰富度和雪被的交互作用与土壤总磷呈现负相关关系,而功能多样性与雪被的交互作用和地上生产力呈负相关关系。

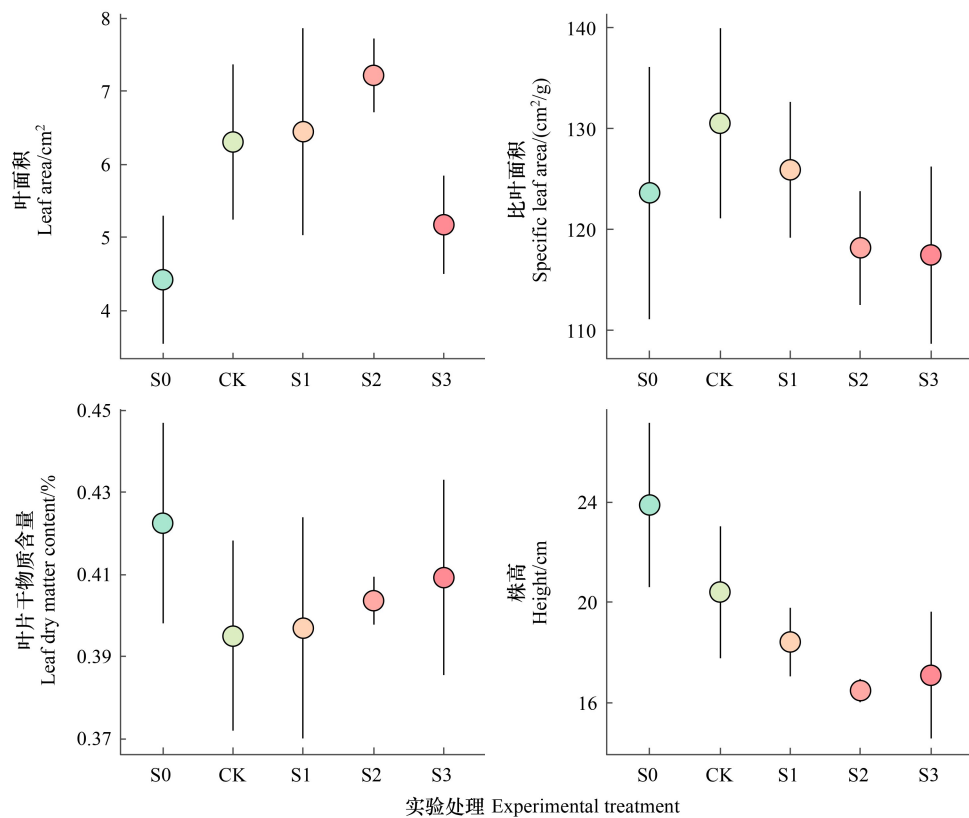


图 3 雪被厚度对群落加权性状均值的影响 (平均值±标准误)
Fig.3 Effects of snow cover depth on community weighted mean of functional traits (mean±SE)

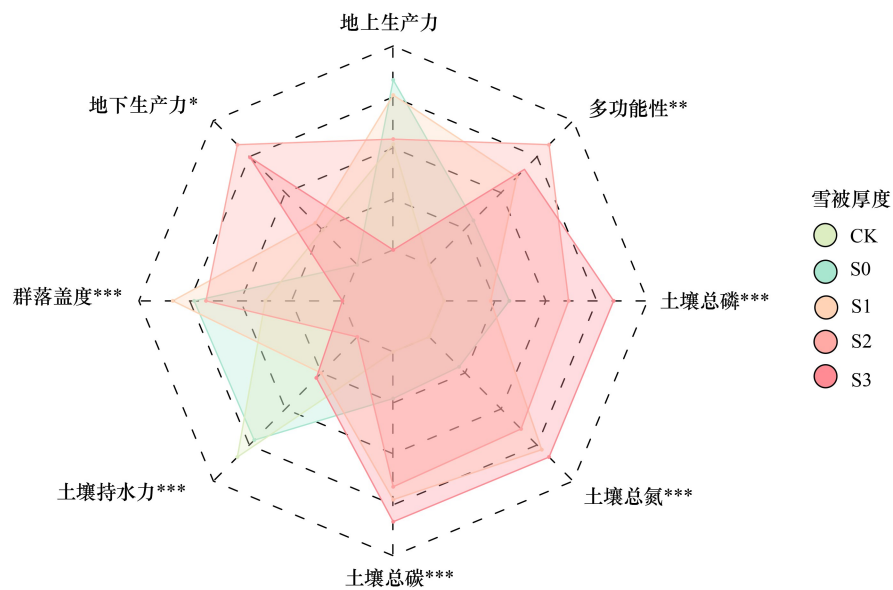


图 4 雪被厚度对不同生态系统功能及多功能性的影响
Fig.4 Effects of snow cover depth on ecosystem functions and multifunctionality

不同颜色表示不同的雪被厚度处理,星号表示雪被厚度对生态系统功能具有显著影响; *: $P<0.05$; **: $P<0.01$; ***: $P<0.001$

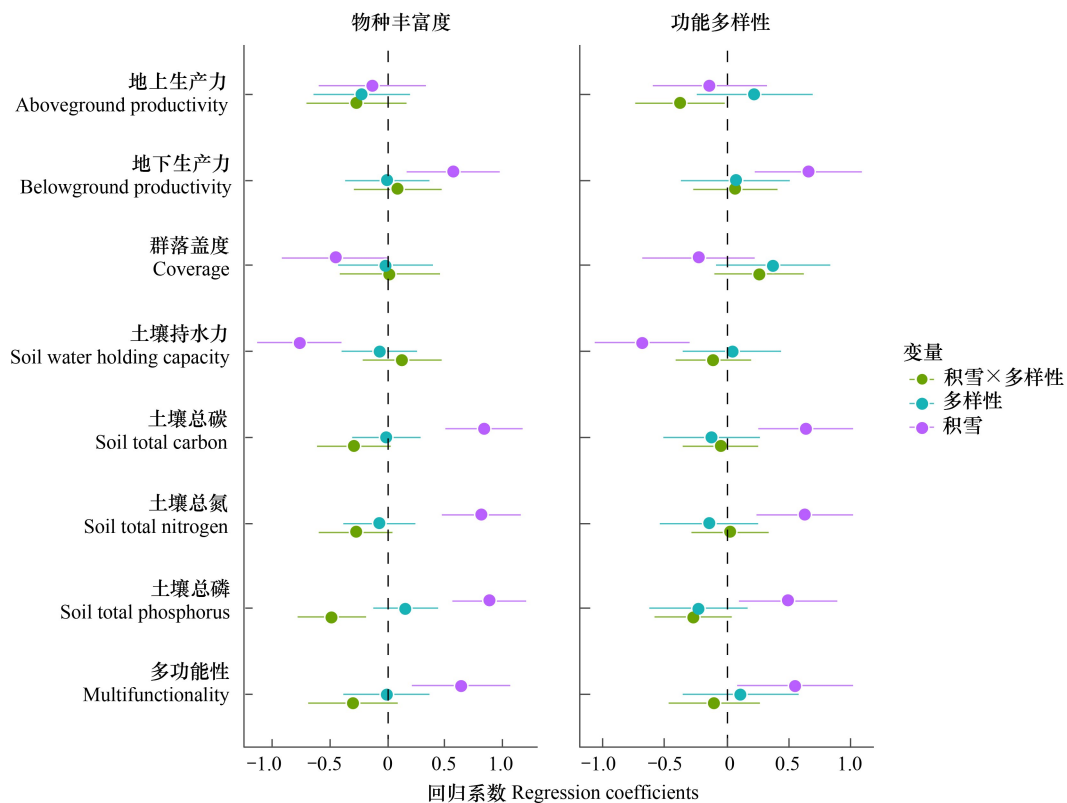


图5 雪被厚度和多样性对生态系统功能及多功能性的交互效应

Fig.5 Interaction effects of snow cover depth and diversity on ecosystem functions and multifunctionality

图中原点表示回归系数均值,误差线长度为回归系数 95%置信区间;(A)物种丰富度和雪被厚度的交互效应(B)功能多样性(功能丰富度指数 FRic)和雪被厚度的交互效应

2.4 雪被对高寒草甸多功能性的直接及间接作用

结构方程模型解释了川西北高寒草甸多功能性变异的 32%(图 6)。雪被厚度可以直接影响多功能性,表现为随雪被厚度的增加多功能性增加(标准路径系数为 0.90 和 0.85)。另外,模型的结果表明雪被厚度和土壤 pH 呈正相关关系(标准路径系数为 0.73),与功能多样性呈负相关关系(标准路径系数为-0.52);而物种丰富度、功能多样性、群落性状加权均值以及土壤 pH 对多功能性的影响较弱。

3 讨论

3.1 雪被厚度变化对多样性和群落性状均值的影响

之前的研究表明雪被厚度变化将改变局部环境条件,如地表温度、土壤含水量、地下微生物活性以及生长季长度等^[7, 10, 34],从而导致地上植物群落组成及其多样性的改变。在本研究中,雪被厚度变化对 Simpson 多样性指数、均匀度指数及功能多样性影响较小。一个潜在的原因是本研究区域降雨量相对充足,草地植被生长受水分限制较小,因此对不同厚度雪被带来的水分差异的响应不敏感^[35];另一个原因是本研究在计算群落功能多样性时仅考虑了地上性状,未考虑地下根系性状,如:根长、根直径以及比根长等,因此可能并未检测到雪被厚度变化对功能多样性的效应。然而本研究发现,除雪处理(S0)下的物种丰富度最高,而 CK 和 S1 的物种丰富度较低。这可能是因为无雪区域土壤解冻时间较早,使植物更早开始生长或者形成叶片,并延长了可用于植物生长和资源分配的生长期,从而提高了群落物种丰富度^[36]。但相对较浅的雪被厚度难以起到提前融雪解冻的效果,并且会面对低温和积雪压实等胁迫条件,不利于植物的生长和繁殖^[37],导致物种丰富度较低。

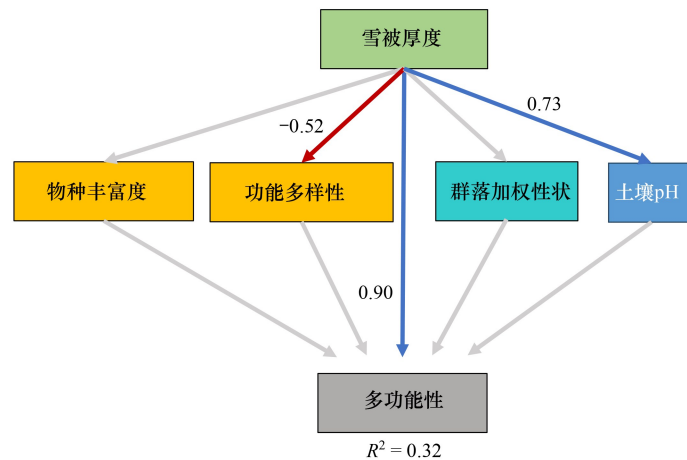


图6 雪被厚度对高寒草甸生态系统多功能性的直接及间接作用

Fig.6 Direct and indirect effects of snow cover on alpine ecosystem multifunctionality

红色、蓝色和灰色线条分别表示负效应、正效应和无显著效应,线上的数字为标准化路径系数

前人的研究表明雪被厚度变化能显著影响植物的功能性状,例如一项在川西卡卡山的研究表明随着雪被厚度的增加,早春优势种甘肃马先蒿(*Pedicularis kansuensis*)和高原毛茛(*Ranunculus tanguticus*)的植株高度呈现显著降低的趋势^[10]。同时也有研究指出,积雪去除导致的土壤水分缺失增加了植物的水分胁迫,抑制植物地上部分(茎干)的生长,最终导致株高降低^[38–39]。然而,我们的研究发现雪被厚度改变对植物群落株高以及其它性状的影响均较小,这是因为我们是在群落水平分析植物性状变化,不同物种对雪被厚度变化的响应存在物种特异性,因此在群落水平上未能显示出雪被厚度的效应^[10]。另外,本控制实验目前仅持续了10年,因此可能暂时无法充分展示出雪被厚度变化对性状的影响,特别是叶片性状。

3.2 雪被和群落多样性对多种植被及土壤功能的影响

之前的研究表明,积雪厚度的改变能有效地调节群落生物量。这主要是由于冬季积雪厚度加深可以缓解植物对水分的竞争、改善植物的水分生理限制,从而促进植物的生长;同时厚雪可使生长季延长,使植物得到更多的生长时间,从而提高群落生物量^[40–41]。在本研究中,我们发现雪被厚度的变化并未对地上生物量造成显著影响,但地下生物量在除雪处理下最低,并随雪被厚度的增加而增加,这与最近一项在青藏高原高寒草甸的研究结果类似^[42]。积雪厚度变化对地上生物量影响较小可能源自于群落多样性,包括均匀度指数、Simpson多样性、功能多样性,以及群落性状受到积雪厚度的影响均较小;而地下生物量随积雪厚度增加而增加是因为根系生长对水热条件的改变比地上部分更敏感。该研究区域生长季的水热条件相对较好,生长季前期融雪后额外增加的土壤含水量,导致植物将更多的生物量向地下根系投入,从而使地下生物量增加^[42]。同时,该区域植物在非生长季时会受到较强的低温限制,而雪被的保温效应使得厚雪下土壤温度保持在相对较高水平,从而有效避免根系受到冻害的影响^[43]。群落盖度作为测定较为容易的植被生长指标,可为草地生产力评估和生态系统保护提供基础手段^[44]。前人的研究表明群落盖度与积雪厚度呈正相关^[45],这是由于随春季的到来,冬季积存的积雪融化提高了土壤的含水率,从而促进植物种子的萌发和多年生植物休眠芽的苏醒。而在本研究中,群落盖度在S3最低,S1最高。这表明过厚的积雪可能由于融雪时间较长,在一定程度上缩减了植物有效的光合作用时长,因此限制了植株地上部分的生长。本研究发现雪被对土壤持水力具有显著影响,在CK和S0下,土壤持水力最高,随着雪被厚度的增加而降低。这可能与雪被对土壤物理压实作用相关,雪被越厚导致土壤孔隙减小从而降低其水分保持能力。

碳(C)、氮(N)和磷(P)是植物生长所必需的营养元素,其在土壤中的含量高低会影响土壤养分循环、土壤养分的积累效率以及群落组成^[46]。之前的研究表明,较厚的雪被通过增加土壤温度和水分间接提高微生

物活性,因而提高土壤矿化作用^[47]。在本研究中,我们发现土壤总碳、总氮随雪被厚度的增加而增加。这与一项全球的 meta 分析结果保持一致,主要是由于深雪条件下,微生物生物量碳以及微生物碳固持能力的增加导致了土壤总碳的升高^[48]。此外,本研究发现总磷含量也随雪被厚度的增加而增加,这是因为厚雪覆盖促进植物根系生物生长以及根系磷储量,为有机磷的矿化过程积累必要的物质基础,同时在温暖稳定的环境下,植物凋落物分解释放的磷含量也更高,因此对土壤中全磷含量的增加有促进作用^[38]。

值得注意的是,我们的结果表明多样性对多种生态系统功能的影响均较小(图 5),这与前人的研究结果不一致^[4]。一个潜在的原因是之前的研究结果大多是基于控制实验获得,而这些实验的多样性梯度通常不高,如物种丰富度最高为 16^[49]。而本实验是在自然生态系统中进行,多样性远高于控制实验(本实验中最高为 25),因此这在一定程度上掩盖了多样性的积极效应^[50-51]。另一方面,高寒生态系统环境条件较差(如低温胁迫),在长期的生长过程中不同物种对环境的适应、资源的获取及其它生活史策略上可能存在趋同性,因此可能弱化了生物多样性的积极影响。

3.3 雪被对高寒草甸生态系统多功能性的影响

在本研究中,我们发现雪被厚度的增加可以直接提高川西北高寒草甸的多功能性。这说明积雪是高寒草甸生态系统中不可忽视的生态因子^[52],可以直接影响土壤温度、水分,间接地影响草地生态系统中微生物的活动和土壤养分的循环,进而提高高寒草甸生态系统多功能性。同时我们也观察到雪被厚度可以影响土壤 pH,然而土壤 pH 对多功能性的影响较小。此前的研究表明,土壤 pH 是影响植物、土壤微生物生长和土壤养分有效性的重要因素,不适宜的土壤 pH 会限制植物对养分的吸收,从而影响草地的生产力和多功能性^[53]。因此本研究结果暗示雪被厚度引起的土壤 pH 变化可能仍在该研究区域正常的 pH 背景值之内。此外,我们发现尽管雪被厚度可以影响群落功能多样性,但未发现其通过功能多样性间接影响草地生态系统多功能性的证据。如前所述,这可能意味着在该高寒草甸生态系统中,由于较为丰富的物种组成其多样性效应被掩盖。需要注意的是,本研究中雪被、多样性、植物功能性状以及土壤 pH 仅解释了生态系统多功能性变异的 32%,暗示还有其它因素在驱动高寒草甸生态系统的多功能性。例如近期在该区域开展的研究发现,多营养级多样性是维持该区域生态系统多功能性的关键因素^[54]。

4 结论

雪被是影响生态系统过程的重要环境因子。本研究结果表明雪被厚度变化显著影响了群落物种丰富度指数,表现为在除雪处理下较高;但对功能多样性、均匀度指数和 Simpson 指数影响较小。除地上生物量外,雪被厚度对多种植被和土壤功能均有显著影响,但不同功能对雪被厚度改变的响应不一致;通过结构方程模型,表明雪被厚度可以直接影响高寒草甸生态系统多功能性,同时雪被厚度可以影响土壤 pH 以及群落功能多样性,但未发现雪被厚度通过二者间接调控草地生态系统多功能性的证据。本研究结果为气候变化背景下高寒生态系统的保护提供了新的视角以及重要的科学依据。此外,由于本研究仅考虑了较少的环境因子以及植物功能性状,特别是根系性状的缺失,因此未来的研究可进一步基于上述问题探究高寒生态系统多功能性对雪被厚度变化响应的潜在机制。

参考文献(References):

- [1] Ombadi M, Risser M D, Rhoades A M, Varadharajan C. A warming-induced reduction in snow fraction amplifies rainfall extremes. *Nature*, 2023, 619(7969): 305-310.
- [2] Slatyer R A, Umbers K D L, Arnold P A. Ecological responses to variation in seasonal snow cover. *Conservation Biology*, 2022, 36(1): e13727.
- [3] 谭湘蛟,董遼才,张华,唐川川,杨燕. 积雪增加对青藏高原高寒草甸土壤磷有效性的影响. *草业学报*, 2024, 33(7): 205-214.
- [4] Rixen C, Høye T, Macek P, Aerts R, Alatalo J, Andeson J, Arnold P, Barrio I, Bjerke J, Björkman M P, Blok D, Blume - Werry G, Boike J, Bokhorst S, Carbognani M, Christiansen C, Convey P, Cooper E, Cornelissen J, Coulson S, Dorrepaal E, Elberling B, Elmendorf S, Elphinstone C, Forte T, Frei E, Geange S R, Gehrmann F, Gibson C, Grogan P, Rechsteiner A H, Harte J, Henry G, Inouye D, Irwin R E, Jespersen G, Jónsdóttir I, Jung J, Klimes D, Kudo G, Lämä J, Lee H N, Lembrechts J, Lett S, Lynn J, Mann H M R, Mastepanov M, Morse J, Myers-Smith

- I, Olofsson J, Paavola R, Petraglia A, Phoenix G, Semenchuk P, Siewert M, Slatyer R, Spasojevic M, Suding K, Sullivan P, Thompson K, Väisänen M, Vandvik V, Venn S, Walz J, Way R, Welker J, Wipf S, Zong S W. Winters are changing: snow effects on Arctic and alpine tundra ecosystems. *Arctic Science*, 2022, 8(3): 572-608.
- [5] Zhao Z, De Frenne P, Peñuelas J, Van Meerbeek K, Fornara D A, Peng Y, Wu Q Q, Ni X Y, Wu F Z, Yue K. Effects of snow cover-induced microclimate warming on soil physicochemical and biotic properties. *Geoderma*, 2022, 423: 115983.
- [6] Yin Q L, Wu J Q, Wang X, Qiao C L, Wang J. Deepened snow cover accelerates litter decomposition by stimulating microbial degradation. *Soil Biology & Biochemistry*, 2024, 193: 109402.
- [7] 杨开军, 杨万勤, 谭羽, 贺若阳, 庄丽燕, 李志杰, 谭波, 徐振锋. 川西亚高山云杉林冬季土壤呼吸对雪被去除的短期响应. *植物生态学报*, 2017, 41(9): 964-971.
- [8] 伍星, 刘慧峰, 张令能, 傅伯杰, 李宗善, 汪庆兵, 刘国华. 雪被和土壤水分对典型半干旱草原土壤冻融过程中 CO₂ 和 N₂O 排放的影响. *生态学报*, 2014, 34(19): 5484-5493.
- [9] 张音, 海米旦·贺力力, 古力米热·哈那提, 刘迁迁, 苏里坦. 天山北坡积雪消融对不同冻融阶段土壤温湿度的影响. *生态学报*, 2020, 40(5): 1602-1609.
- [10] 高景, 王金牛, 徐波, 谢雨, 贺俊东, 吴彦. 不同雪被厚度下典型高山草地早春植物叶片性状、株高及生物量分配的研究. *植物生态学报*, 2016, 40(8): 775-787.
- [11] You Q L, Wu T, Shen L C, Pepin N, Zhang L, Jiang Z H, Wu Z W, Kang S C, AghaKouchak A. Review of snow cover variation over the Tibetan Plateau and its influence on the broad climate system. *Earth-Science Reviews*, 2020, 201: 103043.
- [12] Manning P, van der Plas F, Soliveres S, Allan E, Maestre F T, Mace G, Whittingham M J, Fischer M. Redefining ecosystem multifunctionality. *Nature Ecology & Evolution*, 2018, 2(3): 427-436.
- [13] Mouillot D, Villéger S, Scherer-Lorenzen M, Mason N W H. Functional structure of biological communities predicts ecosystem multifunctionality. *PLoS one*, 2011, 6(3): e17476.
- [14] 王凯, 王聪, 冯晓明, 伍星, 傅伯杰. 生物多样性与生态系统多功能性的关系研究进展. *生态学报*, 2022, 42(1): 11-23.
- [15] Jing X, Sanders N J, Shi Y, Chu H Y, Classen A T, Zhao K, Chen L T, Shi Y, Jiang Y X, He J S. The links between ecosystem multifunctionality and above- and belowground biodiversity are mediated by climate. *Nature Communications*, 2015, 6(1): 8159.
- [16] Loreau M, Barbier M, Filotas E, Gravel D, Isbell F, Miller S J, Montoya J M, Wang S P, Aussenac R, Germain R, Thompson P L, Gonzalez A, Dee L E. Biodiversity as insurance: from concept to measurement and application. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 2021, 96(5): 2333-2354.
- [17] Craven D, Eisenhauer N, Pearse W D, Hautier Y, Isbell F, Roscher C, Bahn M, Beierkuhnlein C, Bönisch G, Buchmann N, Byun C, Catford J A, Cerabolini B E L, Hans C Cornelissen J, Craine J M, De Luca E, Ebeling A, Griffin J N, Hector A, Hines J, Jentsch A, Kattge J, Kreyling J, Lanta V, Lemoine N, Meyer S T, Minden V, Onipchenko V, Wayne Polley H, Reich P B, van Ruijven J, Schamp B, Smith M D, Soudzilovskaia N A, Tilman D, Weigelt A, Wilsey B, Manning P. Multiple facets of biodiversity drive the diversity-stability relationship. *Nature Ecology & Evolution*, 2018, 2(10): 1579-1587.
- [18] Reich P B. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 2014, 102(2): 275-301.
- [19] Daz S, Cabido M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 2001, 16(11): 646-655.
- [20] Hu W G, Ran J Z, Dong L W, Du Q J, Ji M F, Yao S R, Sun Y, Gong C M, Hou Q Q, Gong H Y, Chen R F, Lu J L, Xie S B, Wang Z Q, Huang H, Li X W, Xiong J L, Xia R, Wei M H, Zhao D M, Zhang Y H, Li J H, Yang H X, Wang X T, Deng Y, Sun Y, Li H L, Zhang L, Chu Q P, Li X W, Aqeel M, Manan A, Akram M A, Liu X H, Li R, Li F, Hou C, Liu J Q, He J S, An L Z, Bardgett R D, Schmid B, Deng J M. Aridity-driven shift in biodiversity-soil multifunctionality relationships. *Nature Communications*, 2021, 12(1): 5350.
- [21] 田柳茜, 李卫忠, 张尧, 田立军, 朱求安, 彭长辉, 陈槐. 青藏高原 1979—2007 年间的积雪变化. *生态学报*, 2014, 34(20): 5974-5983.
- [22] 郭倩, 王博, 王平芳, 樊勇明, 卢培培. 坡向对高寒草甸植被特征和群落构建的影响. *草业科学*, 2025, 42(0): 1-17.
- [23] 杨有芳, 字洪标, 刘敏, 阿的鲁骥, 陈焱, 王长庭. 高寒草甸土壤微生物群落功能多样性对广布弓背蚁丘扰动的响应. *草业学报*, 2017, 26(1): 43-53.
- [24] Li G Y, Sun S C. Plant clipping may cause overestimation of soil respiration in a Tibetan alpine meadow, southwest China. *Ecological Research*, 2011, 26(3): 497-504.
- [25] Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier E, Diaz S, Buchmann N, Gurvich. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 2003, 51(4): 335-380.
- [26] 陈广磊, 田昆, 王行, 张赞, 孙梅, 刘振亚, 张晓宁, 肖德荣. 高原湿地纳帕海土壤持水力对不同放牧的响应. *水土保持学报*, 2016, 30(4): 123-129, 141.
- [27] 马克平, 黄建辉, 于顺利, 陈灵芝. 北京东灵山地区植物群落多样性的研究 II 丰富度、均匀度和物种多样性指数. *生态学报*, 1995, 15(3): 268-277.
- [28] Laliberté E, Legendre P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 2010, 91(1): 299-305.

- [29] 刘慧慧, 胡国铮, 干珠扎布, 冀国旭, 王子欣. 高寒草甸植物群落功能多样性对不同生长期干旱的响应机制. 生态学报, 2023, 43(16): 6605-6616.
- [30] 岳庆敏, 何怀江, 张春雨, 赵秀海, 郝珉辉. 吉林蛟河阔叶红松林谱系多样性和功能多样性对采伐干扰的响应. 生态学报, 2024, 44(19): 8617-8626.
- [31] Oksanen J, Kindt R, Legendre P, O'Hara B, Stevens M H H, Oksanen M J, Suggests M A S S. The vegan package. Community ecology package, 2007, 10(631-637), 719.
- [32] Laliberté E, Legendre P, Shipley B, Laliberté M E. Package 'FD'. Measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology, 2014, 19(1), 0-12.
- [33] 徐炜, 井新, 马志远, 贺金生. 生态系统多功能性的测度方法. 生物多样性, 2016, 24(1): 72-84.
- [34] 陈文年. 高山积雪对植物生态特征的影响研究进展. 安徽农学通报, 2020, 26(10): 23-25.
- [35] Wang J, Liu W X, Li P, Jia Z, Deng M F, Yang S, Liu L L. Long-term deepened snow cover alters litter layer turnover rate in temperate steppes. Functional Ecology, 2020, 34(5): 1113-1122.
- [36] Ernakovich J G, Hopping K A, Berdanier A B, Simpson R T, Kachergis E J, Steltzer H, Wallenstein M D. Predicted responses of Arctic and alpine ecosystems to altered seasonality under climate change. Global Change Biology, 2014, 20(10): 3256-3269.
- [37] 汪恩良, 蔚昶. 积雪变化对土壤可溶性碳氮含量及微生物活性的季节性影响. 中国生态农业学报(中英文), 2023, 31(12): 1976-1983.
- [38] 王鑫, 王长庭, 胡雷, 宋小艳. 积雪变化对高寒草甸纯苞雪莲(*Saussurea nigrescens*)繁殖分配及功能属性的影响. 生态学报, 2021, 41(19): 7858-7869.
- [39] 王晨阳. 土壤水分胁迫对小麦形态及生理影响的研究. 河南农业大学学报, 1992, 26(1): 89-98.
- [40] Liu W, Allison S D, Ping L, Jing L, Chen D, Wang Z, Yang D, Diao L, Wang B, Liu L. The effects of increased snow depth on plant and microbial biomass and community composition along a precipitation gradient in temperate steppes. Soil Biology & Biochemistry, 2018, 124: 134-141.
- [41] Li P, Sayer E J, Jia Z, Liu W X, Wu Y T, Yang S, Wang C Z, Yang L, Chen D M, Bai Y F, Liu L L. Deepened winter snow cover enhances net ecosystem exchange and stabilizes plant community composition and productivity in a temperate grassland. Global Change Biology, 2020, 26(5): 3015-3027.
- [42] 唐川川, 王根绪, 张莉, 常瑞英, 黄克威, 杨晓明, 杨凯, 赵小祥, 林丽, 杨燕. 青藏高原高寒沼泽化草甸群落生物量及地下CNP对积雪增加的响应. 冰川冻土, 2021, 43(2): 618-627.
- [43] Gamfeldt L, Snäll T, Bagchi R, Jonsson M, Gustafsson L, Kjellander P, Ruiz-Jaen M C, Fröberg M, Stendahl J, Philipson C D, Mikusiński G, Andersson E, Westerlund B, Andrén H, Moberg F, Moen J, Bengtsson J. Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. Nature Communications, 2013, 4: 1340.
- [44] 黄小娟, 侯扶江. 高寒典型草原主要物种的株高和盖度预测种群和群落地上生物量. 生态学报, 2021, 41(12): 4942-4952.
- [45] 范连连, 马健, 吴林峰, 徐贵青, 李彦, 唐立松. 古尔班通古特沙漠南缘草本层对积雪变化的响应. 植物生态学报, 2012, 36(2): 126-135.
- [46] 彭阿辉, 王根绪, 杨阳, 肖瑶, 张莉, 杨燕. 青藏高原高寒草甸两种优势植物的生长及其CNP化学计量特征对模拟增温的响应. 生态学报, 2017, 37(12): 4118-4127.
- [47] Nobrega S, Grogan P. Deeper snow enhances winter respiration from both plant-associated and bulk soil carbon pools in birch hummock tundra. Ecosystems, 2007, 10(3): 419-431.
- [48] Li W B, Wu J B, Bai E, Jin C J, Wang A Z, Yuan F H, Guan D X. Response of terrestrial carbon dynamics to snow cover change: a meta-analysis of experimental manipulation (II). Soil Biology and Biochemistry, 2016, 103: 388-393.
- [49] Tilman D, Reich P B, Knops J, Wedin D, Mielke T, Lehman C. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. Science, 2001, 294(5543): 843-845.
- [50] Van Der Plas F. Biodiversity and ecosystem functioning in naturally assembled communities. Biological Reviews, 2019, 94(4): 1220-1245.
- [51] 贺金生, 方精云, 马克平, 黄建辉. 生物多样性与生态系统生产力: 为什么野外观测和受控实验结果不一致? 植物生态学报, 2003, 27(6): 835-843.
- [52] 罗雪萍, 阿的鲁骥, 字洪标, 杨有芳, 陈焱, 代迪, 王长庭. 高寒草甸土壤微生物功能多样性对积雪变化的响应. 冰川冻土, 2018, 40(5): 1016-1027.
- [53] 张茹, 李建平, 张翼, 井乐, 王婷. 封育对黄土高原草地深层土壤pH的影响. 生态科学, 2020, 39(1): 72-77.
- [54] Zhou T Y, Ding L M, Yin X Y, Wubuli S, Feng J Y, Wang C T, Wu P F, Degen A. Decadal warming-induced changes in abiotic factors and multitrophic diversity drive soil multifunctionality in an alpine meadow. Geoderma, 2024, 450: 117035.