



长期封育演替下典型草原植物群落生产力与多样性关系

张 义^{1,2} 程 杰³ 苏纪帅⁴ 程积民^{1,2,5*}

¹中国科学院水利部水土保持研究所, 陕西杨凌 712100; ²中国科学院大学, 北京 100049; ³国家林业和草原局西北调查规划设计院, 旱区生态水文与灾害防治国家林业局重点实验室, 西安 710048; ⁴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; ⁵西北农林科技大学水土保持研究所, 西北农林科技大学草业与草原学院, 陕西杨凌 712100

摘 要 封育是退化草地的重要恢复措施, 理解长期封育过程中草地群落生产力和植物多样性变化特征及两者间关系, 有助于草地植被的恢复管理与利用。该研究依托宁夏云雾山国家级自然保护区典型草原长期封育演替梯度, 选择持续放牧、封育9年、26年和34年的草地群落作为研究对象, 分析其地上生产力、物种多样性和功能多样性的变化特征及内在联系。结果表明, 封育显著提高典型草原植物群落的地上生产力、凋落物生物量、功能丰富度和功能离散度, 未改变草地群落的物种丰富度、Shannon-Wiener指数和功能均匀度, 但Simpson优势度指数和Pielou均匀度指数在长期封育(34年)后显著下降。此外, 封育对不同植物群落加权平均功能性状的影响存在差异。随机森林模型和方差分解结果显示, 群落加权平均功能性状对封育草地群落地上生产力变异的解释度高达70.70%, 其中植株高度是最主要的解释因子; 功能多样性的解释度为36.86%, 主要由功能丰富度贡献; 而物种多样性的解释度仅为14.72%。由此可见, 植物功能性状和功能多样性对草地群落地上生产力的贡献远高于物种多样性, 建议将其纳入植物群落恢复演替动态研究, 以便全面了解植物多样性与生态系统功能的关系, 为更好地实现生态恢复目标奠定基础。

关键词 功能多样性; 植物功能性状; 物种多样性; 封育; 地上净初级生产力

张义, 程杰, 苏纪帅, 程积民 (2022). 长期封育演替下典型草原植物群落生产力与多样性关系. 植物生态学报, 46, 176-187. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0397

Diversity-productivity relationship of plant communities in typical grassland during the long-term grazing exclusion succession

ZHANG Yi^{1,2}, CHENG Jie³, SU Ji-Shuai⁴, and CHENG Ji-Min^{1,2,5*}

¹Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling, Shaanxi 712100, China; ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; ³Key Laboratory of National Forestry Administration on Ecological Hydrology and Disaster Prevention in Arid Regions, Northwest Surveying, Planning and Designing Institute of National Forestry and Grassland Administration, Xi'an 710048, China; ⁴State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; and ⁵Institute of Soil and Water Conservation, College of Grassland Agriculture, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China

Abstract

Aims Grazing exclusion is an important intervention for restoring degraded grasslands. Understanding the changes of grassland productivity and plant diversity during the long-term grazing exclusion succession, as well as the relationship between diversity and productivity, are helpful for grassland restoration management and utilization.

Methods This study was conducted in a typical grassland system with a long-term grazing exclusion gradient, located at Yunwu Mountain National Nature Reserve in Ningxia Hui Autonomous Region. The grassland communities under continuous grazing, 9 years of grazing exclusion, 26 years of grazing exclusion, and 34 years of grazing exclusion were chosen as the study objects. We tracked changes in aboveground net primary productivity (ANPP), species diversity and functional diversity, and quantified the relationships between diversity and productivity.

Important findings The results showed that grazing exclusion significantly increased ANPP, litter biomass,

收稿日期Received: 2021-11-04 接受日期Accepted: 2022-01-18

基金项目: 国家重点研发项目(2016YFC0500700)和中国科学院野外台站联盟项目(KFJ-SW-YW028-07)。Supported by the National Key R&D Program of China (2016YFC0500700) and the Chinese Academy of Sciences Field Station Alliance Project (KFJ-SW-YW028-07).

* 通信作者Corresponding author (gyzcm@ms.iswc.ac.cn)

functional richness, and functional dispersion of typical grassland, but did not alter species richness, Shannon-Wiener index and functional evenness. In contrast, Simpson dominance index and Pielou evenness index significantly decreased after long-term grazing exclusion (34 years). In addition, grazing exclusion showed diverse effects on community-weighted means of different functional traits. The results of random forest model and variance partition analysis indicated that community-weighted mean functional traits accounted for 70.70% of ANPP variation, and plant height was identified as the most important trait. Functional diversity explained 36.86% of ANPP variation, mainly contributed by functional richness. In contrast, species diversity only explained 14.72% of ANPP variation. Therefore, the contribution of mean trait values and functional diversity to ANPP was much higher than that of species diversity in grassland after grazing exclusion. We suggest that community mean trait values and functional diversity should be incorporated into the studies of plant community dynamics during restoration succession, which will contribute to a comprehensive understanding of the relationship between plant diversity and ecosystem function, and provide basis for better realization of ecological restoration goals.

Key words functional diversity; plant functional trait; species diversity; grazing exclusion; aboveground net primary productivity

Zhang Y, Cheng J, Su JS, Cheng JM (2022). Diversity-productivity relationship of plant communities in typical grassland during the long-term grazing exclusion succession. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 46, 176-187. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0397

草地占我国国土面积的40%以上, 在维持生物多样性、应对气候变化与发展畜牧业等方面发挥着重要作用(陈佐忠和汪诗平, 2000; Craine *et al.*, 2013)。近年来, 受人类过度开发利用和气候变化影响, 我国90%的草地发生不同程度的退化(Han *et al.*, 2008)。封育作为一种经济有效的恢复技术, 被广泛用于我国退化草地的植被恢复管理(闫玉春等, 2009)。大量研究表明, 短期封育可有效提高草地植被盖度、多样性和生物量(Qiu *et al.*, 2013; Jing *et al.*, 2014), 并可改善土壤水分和养分状况(Jeddi & Chaieb, 2010; Cheng *et al.*, 2016), 但也有研究表明长期封育可能会降低生物多样性和生产力, 削弱草地固碳能力, 影响生态系统功能的恢复及可持续发展(Hu *et al.*, 2016; Deng *et al.*, 2017)。然而, 上述研究结果的差异多源于草地恢复实验研究地点或恢复时长的不同, 因此有必要对同一地点的草地恢复过程展开长期监测, 以更好地研究草地群落生态系统功能在封育恢复演替过程中的动态变化。

生态系统功能的发挥依赖于生物多样性, 更高的生物多样性可以维持更高的生态系统功能水平(Risser, 1995; Grime, 1997)。生产力是生态系统功能的最主要体现形式, 物种多样性和功能多样性是生物多样性的两个重要维度。物种多样性通常用生态系统中植物、动物和微生物种类的丰富性表示, 功能多样性是指影响生态系统功能的群落内物种功能性状的大小、范围和分布(Díaz & Cabido, 2001; Petchey & Gaston, 2002)。虽然生物多样性对生态系统功能和生态系统过程的重要性已被广泛认可和接

受, 但研究学者以往常采用物种丰富度或物种多样性指标表征生物多样性, 忽视了功能多样性的作用(Díaz & Cabido, 2001; Wacker *et al.*, 2009; 马建军等, 2012; 王海东等, 2013)。例如, 目前大量有关生态系统生产力与物种多样性关系的研究显示, 两者间关系可表现为正相关(Cardinale *et al.*, 2012)、负相关(Suding *et al.*, 2005; Grace *et al.*, 2016)、非线性关系(Fraser *et al.*, 2015)或无显著相关性(Adler *et al.*, 2011)。这暗示生态系统生产力不仅受物种多样性的影响, 还可能受物种组成和物种所具有的功能性状的影响(Díaz & Cabido, 2001; Flynn *et al.*, 2011)。

植物功能性状是指影响植物生存、生长和繁殖的适应性及效应特征的性状, 其可反映植物应对环境变化的策略(Carmona *et al.*, 2011), 并能够影响生态系统功能(Balvanera *et al.*, 2006; Violle *et al.*, 2007), 已经成为阐明植物群落和生态系统响应环境变化过程的关键途径(McGill *et al.*, 2006)。例如, 植物功能性状可通过影响植物光合和养分分配过程, 影响生态系统的生产力。其中, 较高的植株高度、比叶面积和叶片氮含量通常有助于提高草地生态系统的生产力(Golodets *et al.*, 2009; Grigulis *et al.*, 2013)。同时, 群落水平的功能性状不仅可用于表征群落动态变化特征, 还可指示生态系统功能的变化, 比物种丰富度能更好地解释草地群落生产力变化(Mouillot *et al.*, 2011; Roscher *et al.*, 2012)。此外, 草地生产力还受植物功能性状多样性(如叶片氮含量、比叶面积和叶干物质含量)的强烈影响(Klumpp & Soussana, 2009; Zuo *et al.*, 2016)。

DOI: 10.17521/cjpe.2021.0397

种间功能性状差异、物种组成及其相对多度是功能多样性的重要组成部分(Díaz & Cabido, 2001; Lepš *et al.*, 2006)。目前, 有关功能多样性影响生态系统功能的作用机制存在两种假说: 一是“质量比假说”(Grime, 1998), 该假说认为优势物种的功能性状决定了生态系统功能, 并可用群落加权平均值来表征功能多样性(Garnier *et al.*, 2004); 二是“生态位互补假说”(Tilman *et al.*, 1997), 即群落内物种间功能性状的差异使得物种间形成资源利用最大化策略, 并可用多种功能多样性指数来表征功能多样性。然而, 两种假说对生态系统功能变异的解释能力可能受外界环境条件变化的影响, 尚未得到一致结论(Mokany *et al.*, 2008; Wacker *et al.*, 2009; 吕亭亭等, 2014)。

此外, 功能多样性与物种多样性具有显著内在联系, 两者是群落内物种共存的关键因素(董世魁等, 2017), 共同决定着生态系统功能变化(Flynn *et al.*, 2011)。然而由于受环境条件、物种组成、土地利用等因素的影响(Flynn *et al.*, 2009; Cadotte *et al.*, 2011), 目前有关物种多样性与功能多样性关系的认识并不一致(Petchey & Gaston, 2002; Reich *et al.*, 2004; Sasaki *et al.*, 2009), 同时针对两者关系的研究多集中于森林生态系统(刘晓娟和马克平, 2015), 草地生态系统研究相对较少。因此, 通过研究群落演替进程中的物种多样性、功能多样性与群落生产力的变化格局及关系, 可深入理解生物多样性和生态系统功能的关系及其环境调控机制, 为生物多样性保护、植被恢复与生态系统经营实践提供科学基础。

基于此背景, 本研究以不同封育年限草地群落为研究对象, 对其群落生产力、物种多样性和功能多样性展开研究, 拟回答以下两个科学问题: (1)在长期封育演替进程中, 草地群落生产力、物种多样性和功能多样性如何变化? (2)功能多样性对封育演替草地群落生产力变异的解释度是否超过物种多样性? 本研究旨在加深理解草地恢复过程中生物多样性和生态系统功能的关系, 以期为草地封育演替过程中的生物多样性和生态系统功能恢复提供依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于宁夏固原云雾山国家级自然保护区

(36.22°–36.32° N, 106.40°–106.47° E, 海拔1 800–2 100 m)。该区域属中温带半干旱气候, 年平均气温5 °C, 年降水量400–450 mm, 全年65%–75%的降水集中在7–9月份。土壤类型主要包括山地灰褐土和黑垆土两类。研究区植被为温带典型草原, 群落建群种和优势种主要包括长芒草(*Stipa bungeana*)、百里香(*Thymus mongolicus*)、白莲蒿(*Artemisia stechmanniana*)、大针茅(*Stipa grandis*), 伴生种以猪毛蒿(*Artemisia scoparis*)和星毛委陵菜(*Potentilla acaulis*)为主(Jing *et al.*, 2014)。该保护区始建于1982年, 自成立之初陆续实施了一系列草地生态恢复措施(如封育、补播等), 以恢复该区域内的退化草地群落。

1.2 研究方法

1.2.1 实验设计

为探究草地群落生产力和植物多样性在长期封育演替中的变化特征及生产力的驱动因子, 本研究采用“空间替代时间法”, 于2016年8月在该区域内选择土壤类型一致, 地形相似的连续放牧(封育0年)、封育9年、封育26年和封育34年的草地群落作为研究样地。因该区域地形以丘陵为主, 为减少各样地立地条件本身差异的干扰, 统一在各研究样地的阴坡、中上坡位置随机设置12个10 m × 10 m的小区, 小区间隔超过2 m。在每个小区内随机选取一个1 m × 1 m的小样方, 用于植物群落调查与植物功能性状取样测定。

1.2.2 指标测定

在2016年8月中下旬(植物生长旺盛时期), 对各小区1 m × 1 m样方内的物种组成、物种高度、多度和盖度进行测定。同时针对样方内出现的所有物种, 随机选取相应物种的10–20片健康成熟叶片, 放入自封袋并置于存有冰袋的储藏箱内带回实验室进行相关植物功能性状测定。本研究对7种植物功能性状展开测定: 植株高度(野外测定)、叶片厚度(LT)、比叶面积(SLA)、叶干物质含量(LDMC)、叶片碳含量(LCC)、叶片氮含量(LNC)和叶片磷含量(LPC)。在室内实验中, 首先对各样方内各物种的叶片进行扫描并用ImageJ软件获得叶片面积; 之后将叶片浸水至饱和后擦干称质量获得饱和鲜质量, 最后将叶片置于65 °C烘箱烘干称质量获得叶片干质量。比叶面积指单位干质量的叶面积, 为叶片面积与叶片烘干质量的比值。叶干物质含量是指叶片的干质量与饱和鲜质量之比。将烘干的叶片粉碎后, 采用浓硫酸-

重铬酸钾外加热法测定LCC, 采用半微量凯氏定氮法测定LNC, 采用酸溶-钼锑抗比色法测定LPC。

1.3 数据计算和统计分析

1.3.1 物种多样性指数

本研究选取4种常见物种多样性指数, 物种丰富度(S)、Shannon-Wiener多样性指数(H')、Pielou均匀度指数(E)和Simpson优势度指数(D), 计算公式如下:

$$S = N \quad (1)$$

$$H' = -\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i \quad (2)$$

$$E = \frac{H'}{\ln S} \quad (3)$$

$$D = 1 - \sum_{i=1}^S p_i^2 \quad (4)$$

式中, p_i 为物种 i 的相对多度, N 为物种数目。

1.3.2 植物功能性状群落加权平均值

本研究以各物种的相对多度为权重(Garnier *et al.*, 2004), 计算7种植物功能性状的群落加权平均值(CWM), 计算公式如下:

$$CWM = \sum_{i=1}^S p_i \times \text{Trait}_i \quad (5)$$

式中, Trait_i 为物种 i 的性状值。

1.3.3 功能多样性指数

本研究选取 FR_{ic} 、 FE_{ve} 和 FD_{is} 分别表征功能丰富度、均匀度和离散度。

FR_{ic} 计算公式如下

$$FR_{ic} = \frac{SF_{ci}}{R_c} \quad (6)$$

式中, SF_{ci} 为群落 i 内物种所占据的生态位空间, R_c 为性状 c 的绝对值范围(Mason *et al.*, 2005)。

FE_{ve} 计算公式如下:

$$FE_{ve} = \frac{\sum_{i=1}^{S-1} \min \left(PEW_i \cdot \frac{1}{S-1} \right) - \frac{1}{S-1}}{1 - \frac{1}{S-1}} \quad (7)$$

$$PEW_i = \frac{EW_{bl}}{\sum_{i=1}^{S-1} EW_{bl}} \quad (8)$$

$$EW_{bl} = \frac{d_{ij}}{p_i + p_j} \quad (9)$$

式中, bl为分支, PEW_i 为局部加权平均的均匀度, EW_{bl} 为加权平均的均匀度, p_j 为物种 j 的相对多度, d_{ij}

为物种 i 与物种 j 间的欧式距离(Mouchet *et al.*, 2010)。

FD_{is} 计算公式如下:

$$g = [g_i] = \frac{\sum p_i x_{ik}}{\sum p_i} \quad (10)$$

$$FD_{is} = \sum_{i=1}^S p_i z_i \quad (11)$$

式中, g 为加权重心, x_{ik} 为物种 i 性状 k 的值, z_i 为物种 i 到 g 的加权距离(Laliberté & Legendre, 2010)。

1.3.4 统计分析

在统计分析前, 对数据进行正态性和方差齐次性检验, 对非正态性数据进行对数转换。借助F-diversity软件计算物种多样性和功能多样性指数。采用单因素方差分析和Duncan新复极差法检验地上生产力、物种多样性、植物功能性状及功能多样性在不同封育年限草地群落间的差异。采用回归分析和Pearson相关系数分析群落生产力、植物功能性状、物种多样性和功能多样性之间的关系。采用随机森林模型分析群落加权平均功能性状、4种物种多样性指数和3种功能多样性指数对群落地上生产力影响的大小, 并进一步采用方差分解方法分析3种指标体系(植物功能性状、物种多样性和功能多样性)对群落地上生产力变异的解释度。随机森林模型借助R语言“randomForest”包实现, 并利用其“rfPermute”程序包对各因子重要性的显著水平进行评估。方差分解基于“vegan”包的“varpart”功能来实现。上述统计检验的显著水平均设为 $p < 0.05$ 。

2 结果和分析

2.1 封育草地群落地上生产力和物种多样性

封育显著提高草地群落的植物地上生产力和凋落物生物量, 但对物种多样性影响较小(表1)。具体而言, 不同封育年限草地群落地上生产力为: 封育34年 \approx 封育26年 $>$ 封育9年 $>$ 连续放牧草地; 凋落物生物量为: 封育34年 $>$ 封育26年 $>$ 封育9年 \approx 连续放牧草地。此外, 虽然封育未显著改变草地群落的Shannon-Wiener指数, 但封育34年的值显著低于封育26年。类似地, 草地群落的Pielou均匀度指数和Simpson优势度指数在连续放牧草地、封育9年和26年草地间无显著差异, 但其均在封育34年后显著下降。相比之下, 不同封育年限草地群落的物种丰富

度无显著差异。

2.2 封育草地植物群落加权平均功能性状和功能多样性

在草地长期封育演替进程中,不同群落加权平均功能性状的变化特征存在差异(图1)。具体而言,群落加权平均植株高度、叶片厚度和叶片碳含量均随封育年限增加而增加,群落加权平均叶片氮和磷含量无显著变化。此外,与持续放牧草地相比,封育9年草地的群落加权平均叶干物质含量显著增加,

但封育9年和34年草地的群落加权平均比叶面积显著减小。另一方面,长期封育(封育26年和34年)显著增加草地群落的功能丰富度和离散度,但封育未显著影响草地群落的功能均匀度。

2.3 封育草地植物群落生产力与物种多样性、功能多样性关系

总体而言,草地群落地上生产力与群落加权平均高度、叶片厚度和叶片碳含量之间均存在显著正相关关系($p < 0.01$, 图2A、2B、2E),与群落加权平

表1 封育草地群落植物地上生产力与物种多样性(平均值±标准误)

Table 1 Aboveground net primary productivity and species diversity of grassland communities after grazing exclusion (mean ± SE)

封育年限 GED (a)	纬度 Latitude (° N)	经度 Longitude (° E)	海拔 Altitude (m)	地上生产力 ANPP (g·m ⁻²)	凋落物生物量 Litter biomass (g·m ⁻²)	丰富度 Richness	Shannon- Wiener 指数 <i>H'</i>	Pielou均匀度 指数 <i>E</i>	Simpson优势 度指数 <i>D</i>
0	36.22	106.38	1 942	115.60 ± 13.13 ^c	30.78 ± 8.02 ^c	13.33 ± 0.74 ^a	2.21 ± 0.05 ^{ab}	0.86 ± 0.01 ^a	0.85 ± 0.01 ^a
9	36.22	106.39	1 928	165.14 ± 10.10 ^b	61.66 ± 7.38 ^{bc}	12.64 ± 0.62 ^a	2.17 ± 0.07 ^{ab}	0.86 ± 0.01 ^a	0.85 ± 0.01 ^a
26	36.20	106.41	1 885	253.38 ± 15.32 ^a	160.06 ± 34.83 ^b	14.17 ± 0.67 ^a	2.30 ± 0.05 ^a	0.87 ± 0.01 ^a	0.87 ± 0.01 ^a
34	36.24	106.38	2 098	261.79 ± 19.87 ^a	346.74 ± 57.52 ^a	14.42 ± 0.96 ^a	2.11 ± 0.06 ^b	0.80 ± 0.01 ^b	0.81 ± 0.01 ^b

同列不同小写字母表示差异显著($p < 0.05$)。

Different lowercase letters indicate significant differences in the same column ($p < 0.05$). ANPP, aboveground net primary productivity; *D*, Simpson dominance index; *E*, Pielou evenness index; GED, grazing exclusion duration; *H'*, Shannon-Wiener index.

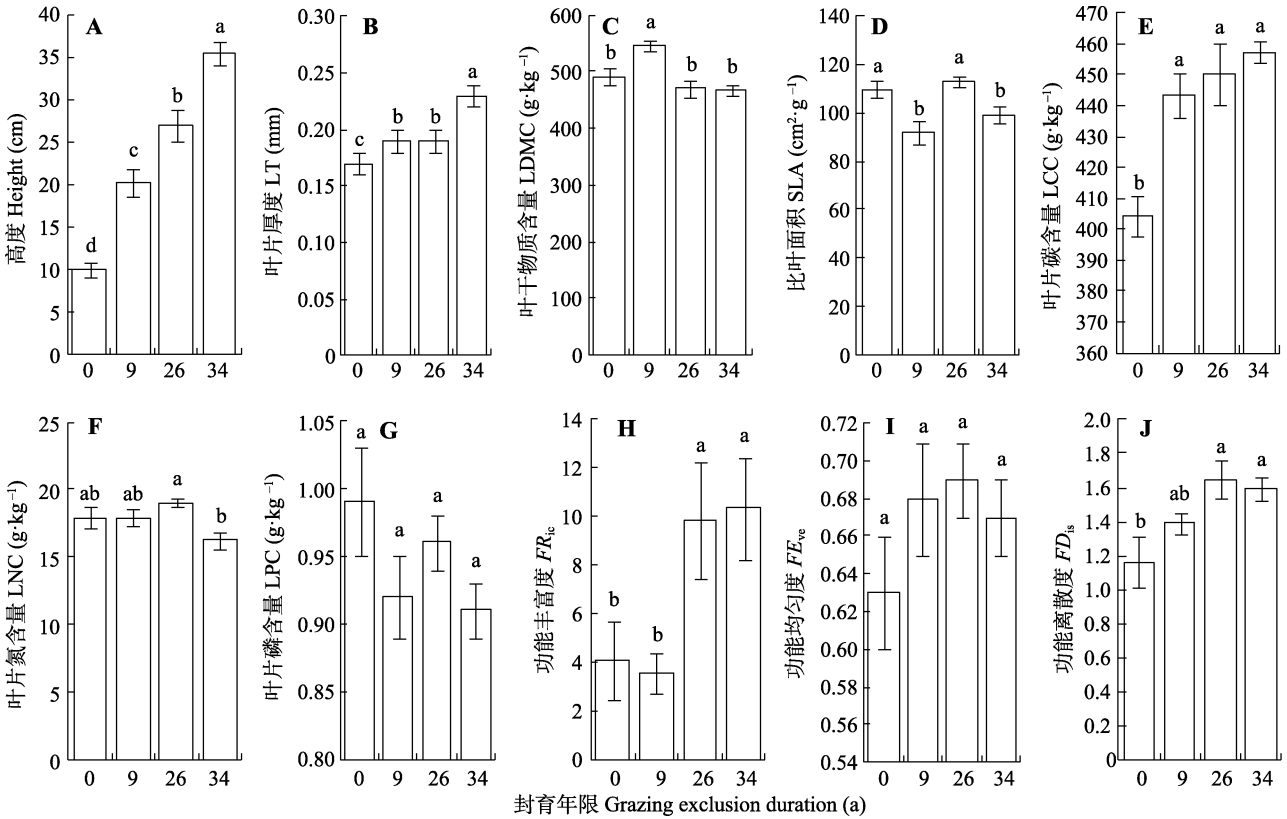


图1 封育草地植物群落加权平均功能性状和功能多样性(平均值±标准误)。不同小写字母表示差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 1 Community weighted mean functional traits and functional diversity of grassland communities after grazing exclusion (mean ± SE). Different lowercase letters indicate significant differences ($p < 0.05$). *FD_{Is}*, functional dispersion; *FE_{ve}*, functional evenness; *FR_{ic}*, functional richness; *LCC*, leaf carbon concentration; *LDMC*, leaf dry matter content; *LNC*, leaf nitrogen concentration; *LPC*, leaf phosphorus concentration; *LT*, leaf thickness; *SLA*, specific leaf area.

均叶干物质含量存在显著负相关关系(图2C), 但与群落加权平均比叶面积、叶片氮和磷含量之间的相关性较弱(图2D、2F、2G)。

回归分析结果显示, 除与物种Pielou均匀度指数呈显著负相关性(图3C)外, 草地群落地上生产力与其他物种多样性指数(物种丰富度、Shannon-

Wiener指数和Simpson优势度指数)均无明显关系(图3A、3B、3D)。相比之下, 草地群落地上生产力与功能丰富度、功能离散度均存在显著正相关关系(图3E、3G), 但与功能均匀度的相关性较弱(图3F)。

随机森林模型结果表明, 群落加权平均高度、功能丰富度、叶片碳含量和叶片厚度是封育演替草

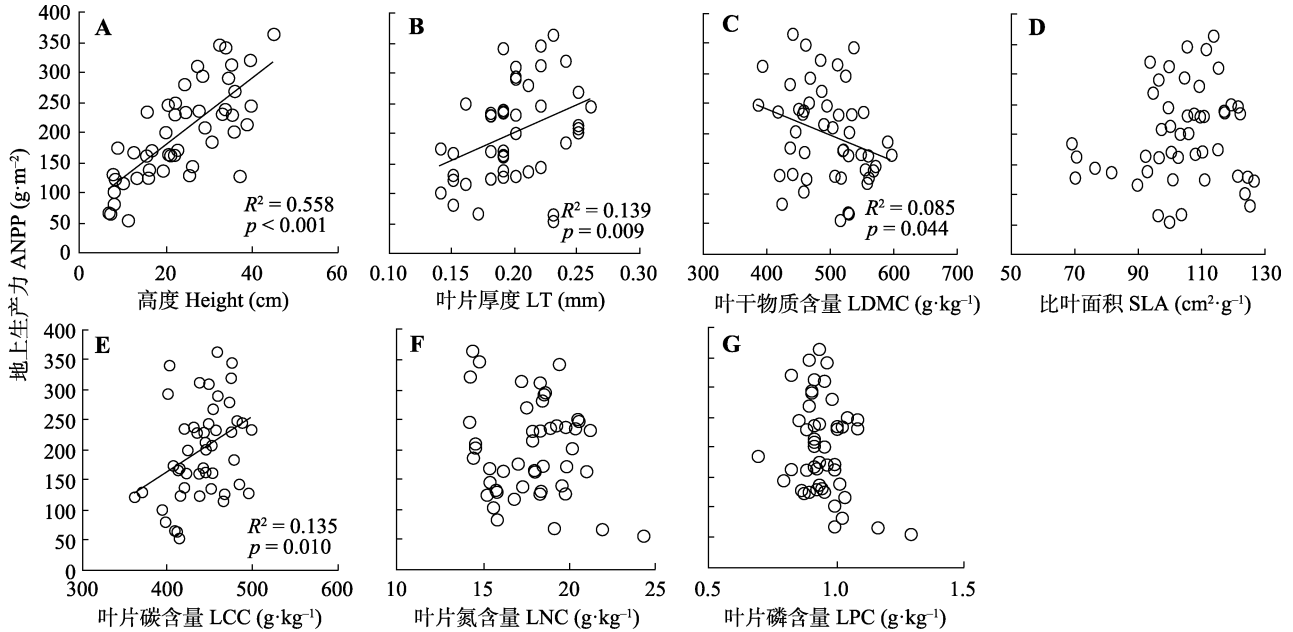


图2 封育草地群落地上生产力与植物群落加权平均功能性状的关系。

Fig. 2 Relationships between aboveground net primary productivity (ANPP) and community-weighted mean functional traits in grasslands after grazing exclusion. LCC, leaf carbon concentration; LDMC, leaf dry matter content; LNC, leaf nitrogen concentration; LPC, leaf phosphorus concentration; LT, leaf thickness; SLA, specific leaf area.

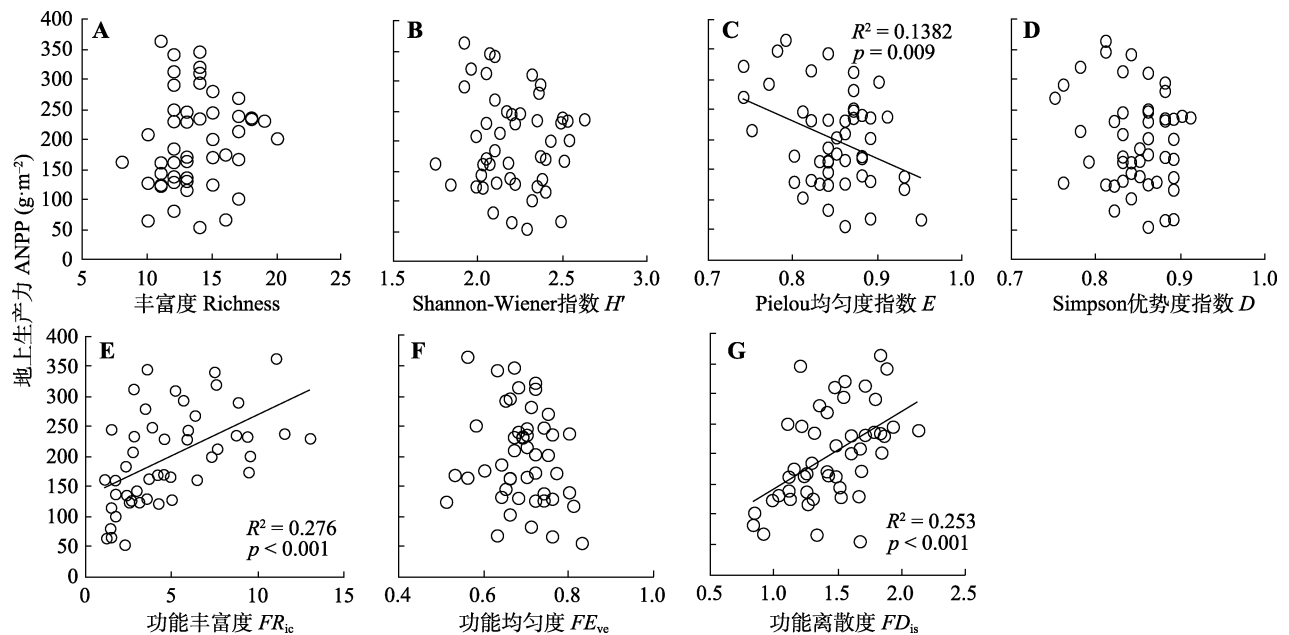


图3 封育草地群落地上生产力与物种多样性(A-D)和功能多样性(E-G)的关系。

Fig. 3 Relationship between aboveground net primary productivity (ANPP) and plant species diversity (A-D) and functional diversity (E-G) in grassland communities after grazing exclusion. D, Simpson dominance index; E, Pielou evenness index; FD_{Is} , functional dispersion; FE_{ve} , functional evenness; FR_{ic} , functional richness; H' , Shannon-Wiener index.

地群落地上生产力的主要影响因子(图4A)。方差分解结果表明,群落加权平均功能性状、物种多样性和功能多样性这三类指标体系共同解释69.43%的群落地上生产力变异,且三者解释度排序为:群落加权平均功能性状(70.70%) > 功能多样性(36.86%) > 物种多样性(14.72%)(图4B)。

Pearson相关分析结果显示,不同群落加权平均功能性状、功能多样性与物种多样性之间的相关关系存在差异(表2)。其中,群落加权平均高度与Pielou均匀度指数、Simpson优势度指数均呈显著负相关关

系,同时群落加权平均叶干物质含量与物种丰富度呈显著负相关关系,群落加权平均比叶面积与物种丰富度、Shannon-Wiener指数均存在显著正相关关系,群落加权平均叶片氮和磷含量则均与Shannon-Wiener指数、Pielou均匀度指数和Simpson优势度指数存在显著正相关关系。植物群落功能丰富度与物种丰富度呈显著正相关关系,同时群落功能均匀度与Shannon-Wiener指数呈显著正相关关系。相比之下,群落加权平均叶片厚度和C含量以及功能离散度均与物种多样性指数无显著相关关系。

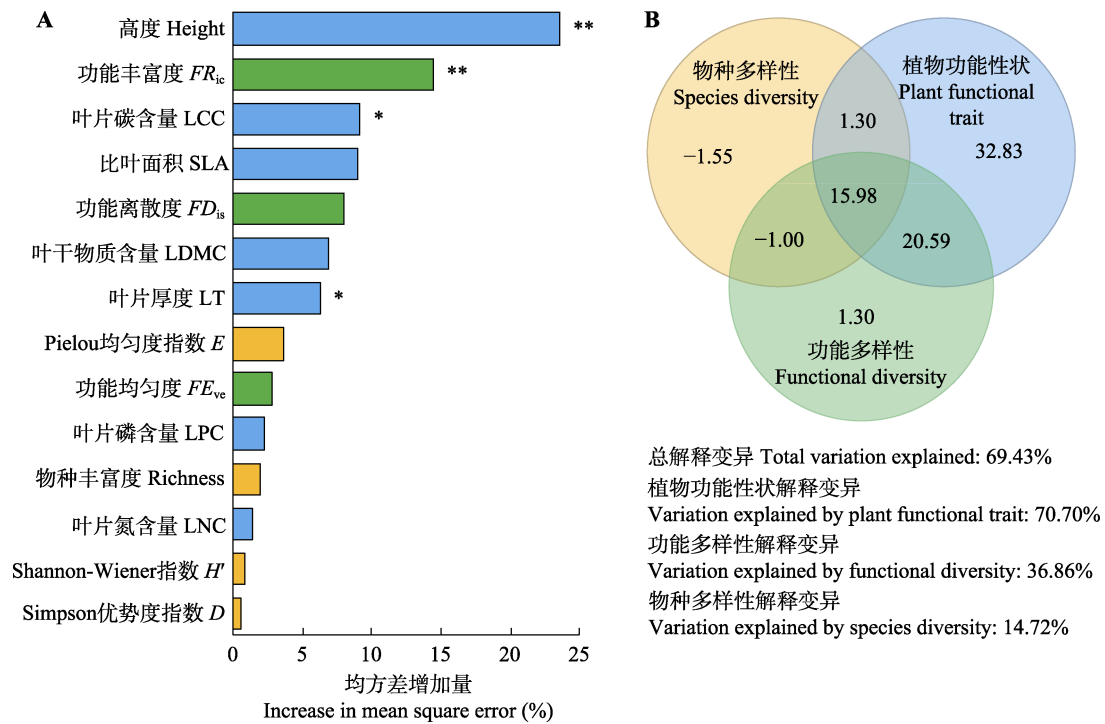


图4 封育草地群落地上生产力影响因子的随机森林模型(A)和方差分解(B)结果。*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$ 。

Fig. 4 Results of random forest model (A) and variance partition analysis (B) for factors influencing aboveground net primary productivity of grassland communities after grazing exclusion. *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$. D , Simpson dominance index; E , Pielou evenness index; FD_{is} , functional dispersion; FE_{ve} , functional evenness; FR_{ic} , functional richness; H' , Shannon-Wiener index; LCC, leaf carbon concentration; LDMC, leaf dry matter content; LNC, leaf nitrogen concentration; LPC, leaf phosphorus concentration; LT, leaf thickness; SLA, specific leaf area.

表2 封育草地植物群落加权平均功能性状、功能多样性与物种多样性的Pearson相关系数

Table 2 Pearson coefficients showing the correlation of community-weighted mean functional traits to functional diversity and species diversity in grasslands after grazing exclusion

	高度 Height	叶片厚度 LT	叶干物质 含量 LDMC	比叶面积 SLA	叶片碳含量 LCC	叶片氮含量 LNC	叶片磷含量 LPC	功能丰富度 FR_{ic}	功能均匀度 FE_{ve}	功能离散度 FD_{is}
物种丰富度 Richness	0.106	0.014	-0.347*	0.301*	-0.077	0.133	0.145	0.551**	0.199	0.206
Shannon-Wiener指数 H'	-0.232	-0.188	-0.233	0.327*	-0.145	0.369**	0.347*	0.284	0.294*	0.100
Pielou均匀度指数 E	-0.502**	-0.280	0.108	0.082	-0.120	0.416**	0.364*	-0.243	0.225	-0.094
Simpson优势度指数 D	-0.376**	-0.263	-0.043	0.266	-0.104	0.414**	0.360*	0.037	0.181	0.048

*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$. D , Simpson dominance index; E , Pielou evenness index; FD_{is} , functional dispersion; FE_{ve} , functional evenness; FR_{ic} , functional richness; H' , Shannon-Wiener index; LCC, leaf carbon concentration; LDMC, leaf dry matter content; LNC, leaf nitrogen concentration; LPC, leaf phosphorus concentration; LT, leaf thickness; SLA, specific leaf area.

3 讨论

与前人研究(Jing *et al.*, 2013; Alberti *et al.*, 2017)类似, 本研究发现草地群落地上生产力和凋落物生物量随着封育年限增加而增加, 主要是因为围封直接减少了牛、羊等食草动物的采食。最新研究表明, 封育后草地生产力和凋落物生物量的提高主要源于禾草类植物生物量的增加(Su & Xu, 2021), 因为食草动物可能更偏爱取食禾草类植物(Díaz *et al.*, 2007), 同时禾草凋落物分解过程较为缓慢, 进一步促使地表凋落物累积。封育通常可以提高植物多样性, 尤其是对于水分受限的生态系统而言(Fernández-Lugo *et al.*, 2013; Cheng *et al.*, 2016)。然而本研究发现物种丰富度在长期封育过程中无明显变化, 推测是本研究区草地群落内的杂类草功能群的生物量相对稳定所致, 因为杂类草植物是构成草地群落物种库的主体(Li *et al.*, 2017)。类似地, 针对我国草地封育研究的整合分析结果表明, 封育整体上未显著改变草地群落的物种多样性(Xiong *et al.*, 2016)。此外, 本研究发现, 相比于封育26年的草地, 封育34年的草地群落的Shannon-Wiener指数和Pielou均匀度指数显著降低, 凋落物生物量显著增加, 高寒草甸也有类似发现(刘晓琴等, 2016)。这暗示长期封育后地表过量累积的凋落物可能已开始对草地植物群落演替产生不利影响。因此, 建议对长期封育草地群落进行适度利用(如轻中度放牧、刈割等), 以刺激草地群落更新, 维持和提高生物多样性和生态系统功能。

在草地封育演替进程中, 土壤水分、温度和养分等外界环境条件会同步发生变化(Qiu *et al.*, 2013; Jing *et al.*, 2014)。环境变化不仅可直接影响个体物种功能性状, 还可通过影响群落物种组成或多度, 进而引起群落水平功能性状的变化(Walker *et al.*, 1999)。本研究发现不同群落加权平均功能性状在封育演替过程中的变化特征存在差异。例如, 群落加权平均高度和叶片碳含量沿封育演替进程不断增加, 表明草地群落的光获取能力与光合能力不断增强, 这可能与土壤水分和养分的增加密不可分。然而, 在封育演替中后期, 群落加权平均叶片厚度增加, 比叶面积减小, 暗示植物群落开始趋于资源保守利用策略。由此可见, 草地群落在封育演替早期处于相对开放的环境, 植物功能性状多表现为资源获取

型策略, 但随着演替进行, 凋落物的不断累积导致环境更加郁闭, 植物功能性状开始趋向资源保守型策略(Zhang *et al.*, 2018)。功能丰富度和功能离散度表征群落中植物功能性状的类型和分布范围(Villéger *et al.*, 2008), 并反映群落内物种生态位分化程度(Mason *et al.*, 2005)。本研究发现, 封育中后期草地群落功能丰富度和离散度显著增加, 表明此时群落内物种占据的生态位空间更大, 各物种生态位分化程度更高, 对资源利用更加充分, 种间资源竞争强度较弱(Petchey & Gaston, 2006), 这也为该阶段保守型的植物功能性状提供了支持。

类似前人研究(Lanta & Lepš, 2006; Adler *et al.*, 2011; Roscher *et al.*, 2012), 我们发现封育草地群落的地上生产力与物种多样性之间无明显关系, 功能多样性比物种多样性更能决定群落生产力。这表明该区域草地群落生产力主要受物种属性而非物种丰富度的影响, 因为功能多样性能够综合不同物种的属性, 可更好表征生物从环境中利用资源的能力(Petchey & Gaston, 2006)。相比之下, 物种数量和物种多样性包含较少的物种特征信息, 忽略了物种间功能性状的相似性和差异性。群落加权平均值可用于评估优势性状对生产力的影响, 而功能多样性指数则可量化该性状的变异对生产力的影响(Villéger *et al.*, 2008)。方差分解结果表明, 植物功能性状群落加权平均值对草地群落生产力变异的解释程度高于功能多样性指数和物种多样性指数。这说明该群落内优势物种对生物量的影响作用更大, 生态系统功能可能主要取决于群落中优势物种的功能性状。具体而言, 植株高度是影响草地群落生产力的最主要因子, 这点在前人研究中亦有所体现(Golodets *et al.*, 2009; Grigulis *et al.*, 2013)。由此可见, 在本研究中, “质量比假说”相比于“生态位互补假说”, 能更好地解释功能多样性对该区域封育演替草地群落生产力变化的贡献。本研究还发现功能多样性与物种多样性之间存在紧密联系(Díaz & Cabido, 2001; Naeem, 2002; 董世魁等, 2017)。这是由于群落内各物种具有特定的功能特征, 物种多样性的增加会加大群落内植物功能性状的变化范围, 使得功能多样性与物种多样性呈现正相关关系(Díaz & Cabido, 2001; Sasaki *et al.*, 2009)。反之, 物种多样性下降或物种丧失会引起功能性状丢失或性状空间维度减小, 进而导致功能多样性的下降。

通常而言,一种植物功能性状可能影响多种生态系统功能,同一种生态系统功能可能同时受到多种植物功能性状的共同作用(潘权等, 2021),此外不同功能性状之间存在内在联系,因此未来研究应关注多种功能性状对生态系统服务的影响。值得一提的是,最新提出的“植物功能性状网络”概念,可为探究植物功能性状相关性对生态系统功能的影响提供重要思路(He *et al.*, 2020)。由于生态系统同时提供多种功能与服务(如生产力、养分循环、资源获取等),即生态系统多功能性,而且不同功能间可能存在协同、权衡与兼容等关系。只分析生物多样性与单一生态系统功能(生产力)之间的关系,可能会低估生物多样性的重要性及其丧失对生态系统带来的不利影响(Wagg *et al.*, 2014)。此外,全球变化(如升温、CO₂浓度升高和氮沉降等)与土地利用方式变化同步发生,其可能通过改变植物功能性状和群落组成(Suding *et al.*, 2005),影响生态系统过程和功能,进而调节土地利用方式变化背景下生物多样性与生态系统功能的关系(刘晓娟和马克平, 2015)。

综上可知,在长达34年的封育演替过程中,本研究区域典型草原的地上生产力、功能丰富度和功能离散度显著增加,物种多样性和功能均匀度无明显变化,群落水平不同植物功能性状的变化特征存在差异。功能多样性相比物种多样性能够更好地解释封育演替草地群落生产力的变化,且“质量比假说”是功能多样性影响生产力的主要作用机制。由于物种多样性和功能多样性紧密相关,二者不能相互替代,未来研究应在全球变化背景下,从功能多样性和物种多样性两个维度研究其与生态系统多功能性的关系,来更加准确和全面地研究植物群落在恢复演替进程中的生态功能动态,以实现更好的生态恢复效果(Cadotte *et al.*, 2011)。

致谢 感谢西北农林科技大学草业与草原学院赵婷、赵伟和程帅在野外采样工作和室内分析中给予的帮助。

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, Biederman LA, Brown CS, Buckley YM, Calabrese LB, *et al.* (2011). Productivity is a poor predictor of plant species richness. *Science*, 333, 1750-1753.
- Alberti J, Bakker ES, van Klink R, Olff H, Smit C (2017). Herbivore exclusion promotes a more stochastic plant community assembly in a natural grassland. *Ecology*, 98, 961-970.
- Balvanera P, Pfisterer AB, Buchmann N, He JS, Nakashizuka T, Raffaelli D, Schmid B (2006). Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters*, 9, 1146-1156.
- Cadotte MW, Carscadden K, Mirotchnick N (2011). Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, 48, 1079-1087.
- Cardinale BJ, Duffy JE, Gonzalez A, Hooper DU, Perrings C, Venail P, Narwani A, Mace GM, Tilman D, Wardle DA, Kinzig AP, Daily GC, Loreau M, Grace JB, Larigauderie A, Srivastava DS, Naeem S (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486, 59-67.
- Carmona D, Lajeunesse MJ, Johnson MTJ (2011). Plant traits that predict resistance to herbivores. *Functional Ecology*, 25, 358-367.
- Chen ZZ, Wang SP (2000). *Typical Grassland Ecosystem of China*. Science Press, Beijing. [陈佐忠, 汪诗平 (2000). 中国典型草原生态系统. 科学出版社, 北京.]
- Cheng JM, Jing GH, Wei L, Jing ZB (2016). Long-term grazing exclusion effects on vegetation characteristics, soil properties and bacterial communities in the semi-arid grasslands of China. *Ecological Engineering*, 97, 170-178.
- Craine JM, Ocheltree TW, Nippert JB, Towne EG, Skibbe AM, Kembel SW, Fargione JE (2013). Global diversity of drought tolerance and grassland climate-change resilience. *Nature Climate Change*, 3, 63-67.
- Deng L, Shangguan ZP, Wu GL, Chang XF (2017). Effects of grazing exclusion on carbon sequestration in China's grassland. *Earth-Science Reviews*, 173, 84-95.
- Díaz S, Cabido M (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 646-655.
- Díaz S, Lavorel S, McIntyre S, Falczuk V, Casanoves F, Milchunas DG, Skarpe C, Rusch G, Sternberg M, Noy-Meir I, Landsberg J, Zhang W, Clark H, Campbell BD (2007). Plant trait responses to grazing—A global synthesis. *Global Change Biology*, 13, 313-341.
- 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. [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.]
- Fernández-Lugo S, Bermejo LA, de Nascimento L, Méndez J,

- Naranjo-Cigala A, Arévalo JR (2013). Productivity: key factor affecting grazing exclusion effects on vegetation and soil. *Plant Ecology*, 214, 641-656.
- Flynn DFB, Gogol-Prokurat M, Nogeire T, Molinari N, Richers BT, Lin BB, Simpson N, Mayfield MM, DeClerck F (2009). Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters*, 12, 22-33.
- Flynn DFB, Mirotchnick N, Jain M, Palmer MI, Naeem S (2011). Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity-ecosystem-function relationships. *Ecology*, 92, 1573-1581.
- Fraser LH, Pither J, Jentsch A, Sternberg M, Zobel M, Askari-zadeh D, Bartha S, Beierkuhnlein C, Bennett JA, Bittel A, Boldgiv B, Boldrini II, Bork E, Brown L, Cabido M, *et al.* (2015). Worldwide evidence of a unimodal relationship between productivity and plant species richness. *Science*, 349, 302-305.
- Garnier E, Cortez J, Billès G, Navas ML, Roumet C, Debussche M, Laurent G, Blanchard A, Aubry D, Bellmann A, Neill C, Toussaint JP (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85, 2630-2637.
- Golodets C, Sternberg M, Kigel J (2009). A community-level test of the leaf-height-seed ecology strategy scheme in relation to grazing conditions. *Journal of Vegetation Science*, 20, 392-402.
- Grace JB, Anderson TM, Seabloom EW, Borer ET, Adler PB, Harpole WS, Hautier Y, Hillebrand H, Lind EM, Pärtel M, Bakker JD, Buckley YM, Crawley MJ, Damschen EI, Davies KF, *et al.* (2016). Integrative modelling reveals mechanisms linking productivity and plant species richness. *Nature*, 529, 390-393.
- Grigulis K, Lavorel S, Krainer U, Legay N, Baxendale C, Dumont M, Kastl E, Arnoldi C, Bardgett RD, Poly F, Pommier T, Schlöter M, Tappeiner U, Bahn M, Clément J-C (2013). Relative contributions of plant traits and soil microbial properties to mountain grassland ecosystem services. *Journal of Ecology*, 101, 47-57.
- Grime JP (1997). Biodiversity and ecosystem function: the debate deepens. *Science*, 277, 1260-1261.
- Grime JP (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86, 902-910.
- Han JG, Zhang YJ, Wang CJ, Bai WM, Wang YR, Han GD, Li LH (2008). Rangeland degradation and restoration management in China. *The Rangeland Journal*, 30, 233-239.
- He NP, Li Y, Liu CC, Xu L, Li MX, Zhang JH, He JS, Tang ZY, Han XG, Ye Q, Xiao CW, Yu Q, Liu SR, Sun W, Niu SL, Li SG, Sack L, Yu GR (2020). Plant trait networks: improved resolution of the dimensionality of adaptation. *Trends in Ecology & Evolution*, 35, 908-918.
- Hu ZM, Li SG, Guo Q, Niu SL, He NP, Li LH, Yu GR (2016). A synthesis of the effect of grazing exclusion on carbon dynamics in grasslands in China. *Global Change Biology*, 22, 1385-1393.
- Jeddi K, Chaieb M (2010). Changes in soil properties and vegetation following livestock grazing exclusion in degraded arid environments of South Tunisia. *Flora*, 205, 184-189.
- Jing ZB, Cheng JM, Chen A (2013). Assessment of vegetative ecological characteristics and the succession process during three decades of grazing exclusion in a continental steppe grassland. *Ecological Engineering*, 57, 162-169.
- Jing ZB, Cheng JM, Su JS, Bai Y, Jin JW (2014). Changes in plant community composition and soil properties under 3-decade grazing exclusion in semiarid grassland. *Ecological Engineering*, 64, 171-178.
- Klump K, Soussana J-F (2009). Using functional traits to predict grassland ecosystem change: a mathematical test of the response-and-effect trait approach. *Global Change Biology*, 15, 2921-2934.
- Laliberté E, Legendre P (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91, 299-305.
- Lanta V, Lepš J (2006). Effect of functional group richness and species richness in manipulated productivity-diversity studies: a glasshouse pot experiment. *Acta Oecologica*, 29, 85-96.
- 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 WH, Xu FW, Zheng SX, Taube F, Bai YF (2017). Patterns and thresholds of grazing-induced changes in community structure and ecosystem functioning: species-level responses and the critical role of species traits. *Journal of Applied Ecology*, 54, 963-975.
- Liu XJ, Ma KP (2015). Plant functional traits—Concepts, applications and future directions. *Scientia Sinica (Vita)*(Chinese Version), 45, 325-339. [刘晓娟, 马克平 (2015). 植物功能性状研究进展. 中国科学: 生命科学, 45, 325-339.]
- Liu XQ, Zhang X, Zhang LF, Li YN, Zhao L, Xu SX, Li HQ, Ma RR, Niu B, Gao YB, Gu S (2016). Effects of enclosure duration on the community structure and species diversity of an alpine meadow in the Qinghai-Tibet Plateau. *Acta Oecologica Sinica*, 36, 5150-5162. [刘晓琴, 张翔, 张立锋, 李英年, 赵亮, 徐世晓, 李红琴, 马荣荣, 牛犇, 高玉葆, 古松 (2016). 封育年限对高寒草甸群落组分和物种多样性的影响. 生态学报, 36, 5150-5162.]
- Lü TT, Wang P, Yan H, Zhang W, Liao GX, 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. [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.]
- Ma JJ, Yao H, Feng ZY, Zhang SL (2012). Changes in plant functional groups and species diversity under three grassland using modes in typical grassland area of Inner Mongolia, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 1-9. [马建军, 姚虹, 冯朝阳, 张树礼 (2012). 内蒙古典型草原区3种不同草地利用模式下植物功能群及其多样性的变化. *植物生态学报*, 36, 1-9.]
- Mason NWH, Moullot D, Lee WG, Wilson JB (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 111, 112-118.
- McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E, Westoby M (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 178-185.
- 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.
- Mouchet MA, Villéger S, Mason NWH, Moullot D (2010). Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24, 867-876.
- Moullot D, Villéger S, Scherer-Lorenzen M, Mason NWH (2011). Functional structure of biological communities predicts ecosystem multifunctionality. *PLOS ONE*, 6, e17476. DOI: 10.1371/journal.pone.0017476.
- Naeem S (2002). Disentangling the impacts of diversity on ecosystem functioning in combinatorial experiments. *Ecology*, 83, 2925-2935.
- Pan Q, Zheng H, Wang ZH, Wen Z, Yang YZ (2021). Effects of plant functional traits on ecosystem services: a review. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 1140-1153. [潘权, 郑华, 王志恒, 文志, 杨延征 (2021). 植物功能性状对生态系统服务影响研究进展. *植物生态学报*, 45, 1140-1153.]
- 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.
- Qiu LP, Wei XR, Zhang XC, Cheng JM (2013). Ecosystem carbon and nitrogen accumulation after grazing exclusion in semiarid grassland. *PLOS ONE*, 8, e55433. DOI: 10.1371/journal.pone.0055433.
- Reich PB, Tilman D, Naeem S, Ellsworth DS, Knops J, Craine J, Wedin D, Trost J (2004). Species and functional group diversity independently influence biomass accumulation and its response to CO₂ and N. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 10101-10106.
- Risser PG (1995). Biodiversity and ecosystem function. *Conservation Biology*, 9, 742-746.
- Roscher C, Schumacher J, Gubsch M, Lipowsky A, Weigelt A, Buchmann N, Schmid B, Schulze E-D (2012). Using plant functional traits to explain diversity-productivity relationships. *PLOS ONE*, 7, e36760. DOI: 10.1371/journal.pone.0036760.
- Sasaki T, Okubo S, Okayasu T, Jamsran U, Ohkuro T, Takeuchi K (2009). Two-phase functional redundancy in plant communities along a grazing gradient in Mongolian rangelands. *Ecology*, 90, 2598-2608.
- Su JS, Xu FW (2021). Root, not aboveground litter, controls soil carbon storage under grazing exclusion across grasslands worldwide. *Land Degradation & Development*, 32, 3326-3337.
- Suding KN, Collins SL, Gough L, Clark C, Cleland EE, Gross KL, Milchunas DG, Pennings S (2005). Functional- and abundance-based mechanisms explain diversity loss due to N fertilization. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102, 4387-4392.
- Tilman D, Lehman CL, Thomson KT (1997). Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94, 1857-1861.
- Villéger S, Mason NWH, Moullot D (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89, 2290-2301.
- Violle C, Navas M-L, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882-892.
- Wacker L, Baudois O, Eichenberger-Glinz S, Schmid B (2009). Diversity effects in early- and mid-successional species pools along a nitrogen gradient. *Ecology*, 90, 637-648.
- Wagg C, Bender SF, Widmer F, van der Heijden MGA (2014). Soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111, 5266-5270.
- Walker B, Kinzig A, Langridge J (1999). Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems*, 2, 95-113.
- 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. [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.]
- Xiong DP, Shi PL, Zhang XZ, Zou CB (2016). Effects of grazing exclusion on carbon sequestration and plant diversity in grasslands of China—A meta-analysis. *Ecological Engineering*, 94, 647-655.
- Yan YC, Tang HP, Xin XP, Wang X (2009). Advances in research on the effects of exclosure on grasslands. *Acta Ecologica Sinica*, 29, 5039-5046. [闫玉春, 唐海萍, 辛晓平, 王旭 (2009). 围封对草地的影响研究进展. 生态学报, 29, 5039-5046.]
- Zhang JH, Huang YM, Chen HY, Gong JR, Qi Y, Li EG, Wu XC (2018). Response of plant functional traits at species and community levels to grazing exclusion on Inner Mongolian steppe, China. *The Rangeland Journal*, 40, 179-189.
- Zuo XA, Zhou X, Lv P, Zhao XY, Zhang J, Wang SK, Yue XY (2016). Testing associations of plant functional diversity with carbon and nitrogen storage along a restoration gradient of sandy grassland. *Frontiers in Plant Science*, 7, 189.
- 特邀编委: 汪诗平 编辑: 乔鲜果