



长期施肥对黄土高原典型草原群落稳定性的影响及机制研究

刘晶^{1,2}, 杨雪^{1,2}, 张博³, 晏昕辉¹, 温仲明^{1,2,3}, 李伟^{2,3*}

(1 西北农林科技大学 草业与草原学院, 陕西杨陵 712100; 2 西北农林科技大学 水土保持研究所 陕西杨陵 712100; 3 中国科学院, 水利部水土保持研究所, 陕西杨陵 712100)

摘要: 施肥是当前草地生态系统最常见的人为干扰方式之一, 可导致草地生物多样性和生态系统稳定性发生显著变化。该研究以黄土高原典型草原为研究对象, 通过连续 8 年的氮肥(尿素)野外添加试验, 分析不同氮肥处理(分别为 0、5、10、20、40 和 80 g·m⁻²)对草地群落稳定性的影响, 并分析检验可能影响群落稳定性的四个潜在机制(物种多样性、物种同步性、投资组合效应和优势度), 以明确施肥对群落稳定性的影响及其潜在机制, 为黄土高原恢复草地的合理利用提供理论依据。结果表明:(1)随着施肥水平的增加, 群落稳定性(S)降低, 并在施肥处理为 20 g·m⁻²时开始极显著下降($P < 0.01$)。(2)施肥极显著降低了物种的丰富度(R)和优势度指数(D) ($P < 0.01$), 但物种同步性(e_B)和均值-方差的比例指数(z)并没有发生显著变化($P > 0.05$)。(3)物种丰富度(R)与群落稳定性(S)之间呈正相关关系, 而优势度指数(D)与群落稳定性(S)不相关。研究认为, 在人为施肥干扰下, 黄土高原典型草原的物种丰富度下降导致群落稳定性下降, 表明物种多样性对维持草地群落稳定具有重要作用。

关键词: 草地生态系统; 施肥; 稳定性; 物种多样性

中图分类号: Q948.11; S812.6 **文献标志码:** A

Effect of Long-term Fertilization on Community Stability of Typical Steppe and the Underlying Mechanisms on the Loess Plateau

LIU Jing^{1,2}, YANG Xue^{1,2}, ZHANG Bo³, YAN Xinhui¹, WEN Zhongming^{1,2,3}, LI Wei^{2,3*}

(1 College of Grassland Agriculture, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2 Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 3 Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Science and Ministry of Water Resources, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: Fertilization is one of the most common ways of human disturbance in the current grassland ecosystems, which can lead to changes in grassland biodiversity and ecosystem stability. At present, a few studies, however, have explored the effect of fertilization on community stability and the underlying mechanisms, but there are many controversies. For this reason, we took the typical steppe of the Loess Plateau as the research object, and through 8 consecutive years of field experiment of adding nitrogen fertilizer (urea), we studied different nitrogen fertilizer treatments (respectively 0, 5, 10, 20, 40, 80 g·m⁻²) influence on the stability of the grassland ecosystem, and tested four underlying mechanisms (species diversity, species synchrony, portfolio effect, dominance) that may affect the stability of community, to clarify the impact of fertilization on community stability and its underlying mechanism thus providing a theoretical basis for the rational use of grassland restoration on the Loess Plateau. The results showed that: (1) as

收稿日期: 2020-12-18; 修改稿收到日期: 2021-02-04

基金项目: 国家自然科学基金(41601586, 41671289); 陕西省自然科学基金(2020JM-162)

作者简介: 刘晶(1995-), 女, 在读硕士研究生, 主要进行黄土高原典型草原稳定性变化研究。E-mail: 1583531056@qq.com

* 通信作者: 李伟, 副研究员, 硕士生导师, 主要从事生物多样性与生态系统功能研究。E-mail: liwei2013@nwsuaf.edu.cn

the fertilization level increased, the community stability (S) decreased, and it began to decrease significantly when the fertilization treatment was $20 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ ($P < 0.01$). (2) Fertilization significantly reduced the species richness (R) and dominance index (D) ($P < 0.01$). However, the species synchrony (ρ_B) and the mean-variance ratio index (z) did not change significantly ($P > 0.05$). (3) There was a positive correlation between species richness (R) and community stability (S), while dominance index (D) was not correlated with community stability (S). Studies suggested that under the disturbance of fertilization, the decline in species richness of typical steppe on the Loess Plateau led to a decline in community stability, indicating that species diversity plays an important role in maintaining the stability of grassland ecosystem.

Key words: grassland ecosystem; fertilization; stability; species diversity

草地是中国陆地上面积最大的生态系统,约占全球陆地总面积的 20%^[1],不仅是重要的生态屏障和牧民赖以生存的基本生产资料,也在维持生态平衡,调节气候,保持水土等方面占据重要地位^[2],然而,目前大多数草地都面临着不同程度的环境干扰,其中施肥是最常见的干扰之一^[3]。过量施用肥料会导致养分富集,从而影响草原生态系统的功能^[3-4]。一些研究发现,随着施肥水平的提高,群落稳定性下降^[4-5],但其他一些研究发现,长期施肥可以增强物种的优势度,从而使群落的稳定性增加^[6]。深入了解影响草地生态系统稳定性变化的潜在机制,对于预测生态系统如何响应环境扰动具有重要意义^[3, 7]。Grman 等^[3]提出四种潜在的机制(物种多样性,物种同步性,投资组合效应和优势种)来解释干扰如何影响生态系统的稳定性。(1)干扰可以通过减少物种多样性来降低群落的稳定性^[6, 8-9],多样性较高的群落往往更稳定,抗干扰能力更强^[10],很多研究通过物种丰富度指数的变化来说明群落多样性的变化^[5]。(2)干扰可能会影响群落中物种的同步性,导致物种之间的补偿动力强度降低,从而使群落的稳定性下降^[11-12]。(3)干扰可能会影响群落中的投资组合效应而影响群落的稳定性^[3],投资组合效应实际上是一种数学统计意义上的指标,取决于物种生物量平均值和方差的比例指数^[13-14],因此,如果干扰改变了其均值-方差的比例指数,群落的稳定性将会改变^[15]。(4)种群的稳定性对于群落的稳定性具有重要的意义,尤其是一些主要优势物种的稳定性会决定整个群落的变化方向^[6],干扰可能会影响优势物种的稳定性甚至会导致群落中的优势物种消失,从而对群落稳定性产生不利影响^[16]。尽管一些研究表明施肥可能会影响生态系统的稳定性^[17],但得出的结果并不一致;另外,对人为干扰(施肥)时,维持草地生态系统稳定的机制尚不清楚。

本研究以黄土高原典型草原为研究对象,通过设置 6 个施肥(肥料为尿素)处理(0、5、10、20、40 和

$80 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$),来深入研究施肥对群落稳定性的影响及其潜在机制,研究结果拟为稳定性-多样性关系的相关理论研究及黄土高原恢复草地的合理利用提供一定的科学指导。

1 材料和方法

1.1 试验地点

试验区位于宁夏云雾山草原生态系统国家长期科研基地($106^{\circ}24' \sim 106^{\circ}28' \text{E}$, $36^{\circ}13' \sim 36^{\circ}19' \text{N}$),其海拔高度为 1 800~2 150 m,该区域属于中温带半干旱气候,年平均温为 $7.01 \text{ }^{\circ}\text{C}$,年平均日照时间为 2 300~2 500 h,年平均降水量为 425.5 mm,降水季节分配不均,全年 60%~75% 的降水集中在 6~9 月^[18],土壤类型为山地灰褐土和黑垆土,其 pH 值为 7.9~8.2^[19]。植被类型为温带典型草原,优势种有甘青针茅(*Stipa przewalskyi*)、白莲蒿(*Artemisia sacrorum*)和百里香(*Thymus mongolicus*)^[20]等。

1.2 试验设计

试验选择了长期封育(30 年)且植被生长均匀的草地,自 2013 年进行了长期氮肥添加试验。试验采取随机区组设计,包括 6 个氮肥处理,施肥量分别为 0、5、10、20、40 和 $80 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ (对应的氮素含量分别为 0、2.34、4.67、9.36、18.68 和 $37.75 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$),每个处理有 6 个重复小区($4 \text{ m} \times 6 \text{ m}$),36 个小区分布在 6×6 的矩阵中,每 2 个小区之间相距 2 m。在每年的生长季节(4 月底),以尿素为肥料进行撒施^[21]。

1.3 样品采集及处理分析

于 2013~2020 年间,对每个小区进行 $1 \text{ m} \times 1 \text{ m}$ 样方的植被调查,为避免边缘效应,样方距边缘至少 0.5 m。每年 8 月中下旬,测定每个样方中物种的生物量、丰富度、多度以及高度。将物种放在信封中带回实验室,并将其放置到 $80 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 的烘箱中烘干至恒重,并用天平称量,修剪的样方每年偏移一次,以避免人为扰动所产生的实验误差;物种丰富度

(尺)以植物群落中物种的数量来衡量;每个物种的个体数量记录为物种多度;每个物种随机取其中 5 株来测量高度,并求其平均值,记为该物种高度^[21]。

目前关于稳定性的定义以及其指数的计算方法存在争论,但大多采用生产力(地上生物量)的时间稳定性指数来衡量其稳定性,记为 S :

$$S = \mu/\delta \quad (1)$$

S 代表群落或种群的稳定性, μ 是地上生物量的平均值, δ 是地上生物量的标准偏差^[6, 13, 22]。为了避免趋势化效应,对数据进行去趋势化处理,例如,将以 8 年衡量生态系统稳定性的数据分为较短持续时间(2 年或 4 年)的非重叠间隔的数据来再次计算其稳定性^[23]。若在不同氮肥处理下,物种丰富度(R)发生显著变化,且群落稳定性(S)与物种丰富度(R)存在相关性,那么物种多样性对于维持群落的稳定性具有重要作用^[24]。为了衡量物种之间的补偿能力,我们利用群落水平的物种同步性(c_B)进行计算,表达式如下^[25]:

$$c_B = \sigma_{BC}^2 / (\sum_{i=1}^s \sigma_{Bi}^2) \quad (2)$$

B 是生物量, σ^2 是方差, σ 是标准差, σ_{BC}^2 是群落(C)生物量的方差, σ_{Bi} 是物种 i 生物量的标准差, s 是物种数^[6]。当 $c_B = 1$,表明群落内物种间存在完美的同步性;而当 $c_B < 1$,表明群落内物种之间存在不同步性^[9]。若 $c_B < 1$, c_B 在各个施肥处理间存在显著差异,且和群落稳定性(S)呈正相关,那么物种同步性是影响群落稳定性的重要潜在机制之一^[26]。我们一般利用如下公式将物种平均值和方差联系起来:

$$\sigma^2 = c\mu^z \quad (3)$$

σ^2 是物种生物量的方差, c 是常数, μ 是物种生物量的平均值, z 是比例指数, z 一般在 1~3 之间。若 $1 < z < 3$,且 z 随着施肥水平的增加发生了显著变化,那么投资组合效应将会决定群落的稳定性^[27]。Simpson 的优势度指数(D)是衡量优势物种影响群落稳定性的重要指标^[6],其表达式为:

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

s 表示物种数, P_i 是物种 i 的生物量与所有物种生物量之和的比值^[28],若物种优势度指数随着施肥水平的增加发生了显著变化,且与群落稳定性存在相关性,那么优势度也是决定群落稳定性的重要潜在机制^[3]。

1.4 数据处理及分析方法

利用 Excel 2010 和 SPSS 22.0 进行数据整理、

分析和作图。采用 Shapiro-Wilk test 和 Bartlett test 检验数据的正态性和方差齐性。采用单因素方差分析检验施肥对群落稳定性、物种丰富度、均匀度指数、 c_B 以及优势度指数的影响,其中施肥为固定因素,群落稳定性、物种丰富度、均匀度指数、 c_B 以及优势度指数为因变量。投资组合效应主要依赖于比例指数 z 的变化,采用协变量方差分析来检验施肥对 z 值的影响,其中施肥为固定因素,物种生物量方差对数作为因变量,物种平均生物量对数作为协变量。采用 Duncan 法进行多重比较,进一步分析各施肥水平间群落稳定、物种丰富度、 c_B 以及优势度指数的差异性。采用线性回归分析检验群落稳定性与物种丰富度和优势指数之间的相关性。

2 结果与分析

2.1 施肥对群落稳定性的影响

与不施肥的对照相比,施肥显著降低了群落的稳定性($F=4.25$; $P < 0.01$),但不同施肥处理对于群落稳定性的影响程度不同,当施肥量不超过 $20 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ 时,群落稳定性有下降趋势,但变化不显著(图 1);随着施肥量的继续增加,当施肥水平高于 $20 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ 时,群落稳定性开始显著下降,当施肥水平达到 $40 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ 时,群落稳定性最低(图 1)。此外,本研究进一步从种群稳定性的角度分析发现,施肥后群落中大部分物种如甘青针茅、白莲蒿、百里香等仍能维持相对稳定(表 1),但施肥显著改变了早熟禾(*Poa annua*)、干生苔草(*Carex aridula*)、阿尔泰狗娃花(*Heteropappus altaicus*)等物种的稳定性(表 1)。

2.2 施肥对物种多样性的影响

随着施肥量的增加,物种的丰富度显著降低($F=13.05$; $P < 0.01$)。相比不施肥对照,当施肥量为 5、10、 $20 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ 时,物种丰富度均呈下降趋势,

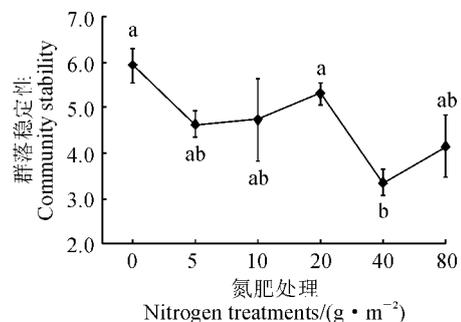


图 1 群落稳定性对不同氮肥处理的响应

Fig. 1 The response of community stability to different N fertilizer treatments

表 1 草地生态系统中种群稳定性对不同氮肥处理的响应

Table 1 The response of population stability in the grassland ecosystem to different N fertilizer treatments

物种名称 Species name	氮肥处理 Nitrogen treatment/(g · m ⁻²)						施肥的影响 Effect of fertilization
	0	5	10	20	40	80	
甘青针茅 <i>S. przewalskyi</i>	3.72	2.50	2.94	2.67	2.07	2.71	1.18 ^{NS}
干生苔草 <i>C. aridula</i>	0.96	0.96	0.87	0.81	0.63	0.54	3.63**
早熟禾 <i>P. annua</i>	0.67	0.58	0.39	0.36	0.35	0.31	4.82**
冰草 <i>Agropyron cristatum</i>	0.37	0.35	0.30	0.36	0.30	0.31	1.60 ^{NS}
青海苜蓿 <i>Medicago archiducis-nicolai</i>	0.45	0.35	0.31	0.36	0.32		0.29 ^{NS}
小果黄耆 <i>Astragalus tataricus</i>	0.41	0.31					1.26 ^{NS}
阿尔泰狗娃花 <i>H. altaicus</i>	0.45	0.45	0.53	0.62	0.39	0.31	2.81*
白莲蒿 <i>A. sacrorum</i>	1.38	1.19	0.87	1.47	1.23	0.77	0.41 ^{NS}
百里香 <i>T. mongolicus</i>	0.43	0.59	0.41	0.43	0.39	0.31	1.07 ^{NS}
北方还阳参 <i>Crepis crocea</i>	0.45	0.37	0.37	0.36	0.30		0.24 ^{NS}
钝萼附地菜 <i>Trigonotis amblyosepala</i>	0.42	0.30					0.31 ^{NS}
直立点地梅 <i>Androsace erecta</i>	0.32	0.3	0.30				1.43 ^{NS}
小米草 <i>Euphrasia pectinata</i>	0.51	0.44	0.37	0.30			6.65*
石缝蝇子草 <i>Silene foliosa</i>	0.43	0.30	0.30				0.35 ^{NS}

注:空白处表示在该施肥处理下物种不存在,NS表示不显著,* $P < 0.05$,** $P < 0.01$

Note: The blank space indicates that the species does not exist under this fertilization treatment, NS. Not significant, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$

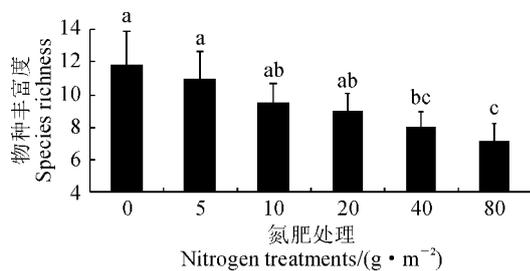


图 2 物种丰富度对不同氮肥处理的响应

Fig. 2 The response of species richness to different N fertilizer treatments

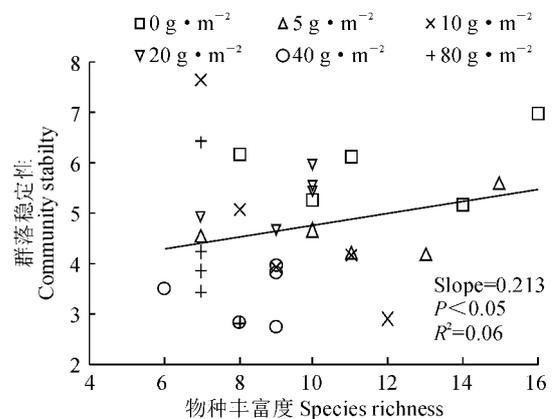


图 3 物种丰富度与群落稳定性的线性关系

Fig. 3 Linear relationship between species richness and community stability

但变化不显著;随着施肥水平的增加,当施肥水平达到 40 g · m⁻²时,物种丰富度开始显著降低(图 2)。我们发现群落稳定性和物种丰富度随着施肥水平的增加均呈下降趋势(图 1、2),线性回归分析结果显示,物种丰富度与群落稳定性之间存在正相关性(图 3)。该结果表明,群落稳定性的降低可能与物种多样性的降低有关。

2.3 施肥对物种同步性的影响

在不同施肥处理下,物种的同步性(c_B)均较低, $c_B < 1$,暗示该群落中物种之间存在不同步性(图 4),但 c_B 随着施肥水平的增加并没有发生显著的变化($F = 0.46$; $P > 0.05$)。这些结果表明在施肥干扰下,该群落稳定性的变化与物种同步性无关。

2.4 施肥对投资组合效应的影响

线性回归结果显示,物种生物量的方差和平均值对数间呈正相关,其均值-方差的比例指数(z) < 1 (图 5),单因素方差分析结果表明随着施肥水平的增加, z 值并没有发生显著改变($F = 0.25$; $P > 0.05$)。该结果表明,在施肥干扰下,投资组合效应并不是决定群落稳定性的重要机制。

2.5 施肥对优势度的影响

与不施肥对照相比,当施肥水平为 5 g · m⁻²时,

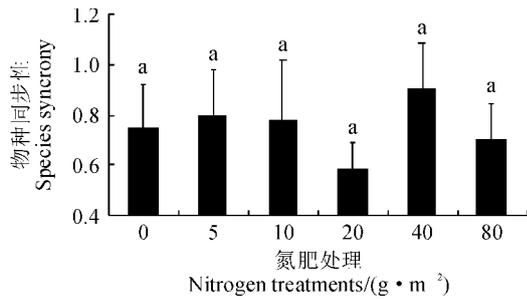


图4 物种同步性对不同氮肥处理的响应

Fig. 4 The response of species synchrony to different N fertilizer treatments

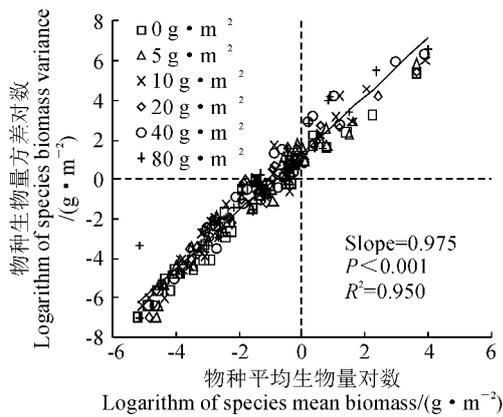


图5 物种生物量的方差和平均值对数间的相关性

Fig. 5 The correlation between the logarithm of species biomass variance and the logarithm of the mean biomass

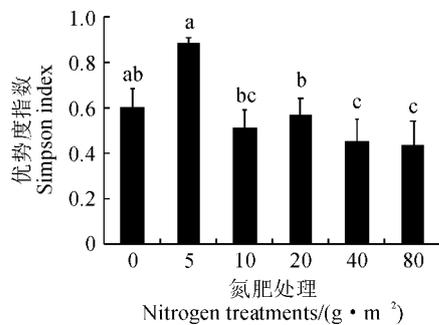


图6 优势度指数对不同氮肥处理的响应

Fig. 6 The response of Simpson index to different N fertilizer treatments

优势度指数上升,但变化不显著,随着施肥量的继续增加,优势度指数开始显著下降 ($F = 15.80$; $P < 0.01$) (图6),且线性回归分析结果显示,优势度指数与群落稳定性不相关(图7)。该结果表明优势物种并不是该群落稳定性的决定因素。

3 讨论

3.1 施肥对群落稳定性的影响

本研究结果表明施肥干扰显著影响了群落的组

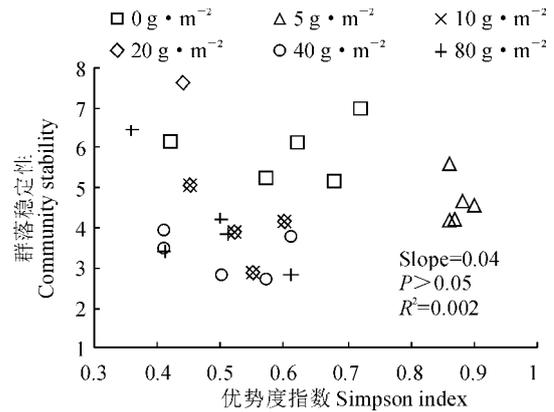


图7 优势度指数与群落稳定性的线性关系

Fig. 7 Linear relationship between Simpson index and community stability

成结构及其稳定性, Fowler 等、Pellkofer 等和 Downing 等也得出了和本研究相似的结果^[17, 29-30]。Yang 等通过 10 年的氮肥添加试验,发现施肥能够提高青藏高原高寒草甸群落的稳定性,但大多数物种的稳定性下降^[6]。然而,本研究结果表明随着施肥水平的增加,草地生态系统稳定性显著下降,但大部分物种仍能维持相对稳定。同样地, Song 和 Yu 以及 Wang 等在高寒草甸中的研究结果显示,长期施肥会降低生态系统的稳定性,但是一些物种的稳定性并没有发生显著变化^[5, 31]; Tilman 和 Downing 在明尼苏达草地上进行了长期氮肥添加试验,也得出了和本研究一致的结果^[32]。干扰可能通过影响物种组成和结构进而影响群落的稳定性^[5, 33],因此,本研究检验了可能决定群落稳定性的四个潜在机制即物种多样性、物种同步性、投资组合效应和优势度。

3.2 影响群落稳定性的四种潜在机制

本研究结果表明,随着施肥水平的增加,物种丰富度呈显著下降趋势。Song 等和 Yang 等也发现随着氮肥的添加,物种的多样性降低,其降低的原因可能是因为施肥导致土壤酸化,进而导致一些物种不能适应而消失^[5-6],也可能是因为光竞争增强导致^[25]。随着施肥水平的增加,甘青针茅、早熟禾、冰草 (*A. cristatum*) 等嗜氮的禾本科植物的竞争优势增强,导致阿尔泰狗娃花、石缝蝇子草 (*S. foliosa*)、小米草 (*E. pectinata*) 等低矮植物无法得到充足阳光而死亡。施肥降低了物种丰富度,也因此降低了群落的稳定性。Zhang 等和 Xue 等也得出和本研究一致的研究结果,指出物种多样性与群落稳定性之间呈正相关,物种多样性的丧失会导致群落稳定

性的降低^[34-35]。然而, Yang 等和 Xue 等发现施肥降低了物种的丰富度却增加了群落的稳定性, 而且群落稳定性与物种丰富度不相关^[6, 35]。本研究结果与 Yang 等和 Xue 等的结果存在差异, 可能与草地类型和群落物种组成差异有关^[36], 青藏高原高寒草甸进行施肥后, 群落中两种优势禾草, 垂穗披碱草 (*Elymus nutans*) 和冷地早熟禾 (*Poa crymophila*) 占绝对优势, 对群落的稳定起决定作用。

有些学者发现生态系统受到干扰后, 物种的不同步性对于生态系统的稳定性起关键作用^[5, 32]。物种不同步性意味着不同物种对环境干扰的响应不同, 一种物种的丧失将由其他物种的增加来补偿^[36, 37]。本研究发现尽管群落中的物种存在不同步性 ($c_B < 1$), 但 c_B 随着施肥量的增加并没有显著差异, 表明物种同步性并不决定群落的稳定性。Leps 等在半灌木草地群落中也同样发现, 施肥后物种之间的补偿动态并没有影响群落的稳定性^[37]。

投资组合效应也被认为是一种影响群落稳定性的机制, 干扰会影响均值-方差的比例指数, 从而导致生态系统稳定性的变化^[27]。Grman 等指出美国密歇根州草地施肥后稳定性的变化与物种生物量均值-方差的比例指数有关^[3]。但本研究结果表明, 施肥并没有显著影响 z 值 ($F = 0.25$; $P > 0.05$), 投资组合效应并不能解释该草地生态系统稳定性的变化。Niu 等在黄土高原典型草原也得出了和本研究类似的结果, 指出投资组合效应很难解释施肥对稳定性的正效应^[11]。本研究与 Grman 等的研究结果

不同, 这可能是因为投资组合效应在均匀度高的群落中才发挥作用^[6], 而本研究长期施肥试验结果表明群落的均匀度显著下降 ($F = 9.03$; $P < 0.01$), 所以投资组合效应在本所研究的草地生态系统中并不起作用。

Yang 等发现优势物种数量的增加有助于维持甚至增加生态系统功能的稳定性^[6]。本研究结果表明, 尽管优势度指数随着施肥水平的增加显著下降, 但优势度指数与群落稳定性不相关, 因此, 在黄土高原典型草原植物群落中, 优势度并不是决定群落稳定性的潜在机制。同样, Wilsey 等也指出增加群落中优势物种数量并不能促进群落的稳定性^[28]。本研究与 Yang 等的研究结果不同, 可能与草地类型和物种特性相关^[23], 我们试验样地的主要优势物种是丛生禾草甘青针茅和半灌木白莲蒿, 而 Yang 等研究样地的主要优势物种是垂穗披碱草和冷地早熟禾, 群落中优势物种组成和特性的不同会影响群落的稳定性^[23]。

4 结 论

本研究结果表明, 在黄土高原典型草原植物群落中, 施肥会降低群落的稳定性。在机制上, 本研究发现物种同步性、投资组合效应以及优势度对群落稳定性没有显著影响, 但群落稳定性与物种丰富度呈显著的正相关, 表明物种多样性效应对于维持草地群落稳定具有重要作用。该研究结果可为黄土高原草地适应性管理提供一定的科学依据。

参考文献:

- [1] 谢高地, 张钰铨, 鲁春霞, 等. 中国自然草地生态系统服务价值[J]. 自然资源学报, 2001, 16(1): 47-53.
XIE G D, ZHANG Y L, LU C X, et al. Study on valuation of rangeland ecosystem services of China[J]. *Journal of Natural Resources*, 2001, 16(1): 47-53.
- [2] 程积民, 万惠娥, 胡相明. 黄土高原草地土壤种子库与草地更新[J]. 土壤学报, 2006, 43(4): 679-683.
CHENG J M, WAN H E, HU X M. Soil seed bank and meadow renewal in the grassland on Loess Plateau[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2006, 43(4): 679-683.
- [3] GRMAN E, LAU J A, SCHOOLMASTER D R Jr, et al. Mechanisms contributing to stability in ecosystem function depend on the environmental context [J]. *Ecology Letters*, 2010, 13(11): 1 400-1 410.
- [4] YURKONIS K A, MEINERS S J, WACHHOLDER B E. Invasion impacts diversity through altered community dynamics [J]. *Journal of Ecology*, 2005, 93(6): 1 053-1 061.
- [5] SONG M H, YU F H. Reduced compensatory effects explain the nitrogen-mediated reduction in stability of an alpine meadow on the Tibetan Plateau[J]. *The New Phytologist*, 2015, 207(1): 70-77.
- [6] YANG Z L, RUIJVEN J, DU G Z. The effects of long-term fertilization on the temporal stability of alpine meadow communities[J]. *Plant and Soil*, 2011, 345(1/2): 315-324.
- [7] HAUTIER Y, SEABLOOM E W, BORER E T, et al. Eutrophication weakens stabilizing effects of diversity in natural grasslands[J]. *Nature*, 2014, 508(7 497): 521-525.
- [8] TILMAN D. Biodiversity: population versus ecosystem stability[J]. *Ecology*, 1996, 77(2): 350-363.
- [9] TIAN Q Y, LIU N N, BAI W M, et al. A novel soil manganese mechanism drives plant species loss with increased nitrogen deposition in a temperate steppe[J]. *Ecology*, 2016, 97(1): 65-74.
- [10] LOREAU M, DE MAZANCOURT C. Species synchrony and its drivers: Neutral and nonneutral community dynamics

- in fluctuating environments[J]. *The American Naturalist*, 2008, **172**(2): E48-E66.
- [11] NIU D C, YUAN X B, CEASE A J, *et al.* The impact of nitrogen enrichment on grassland ecosystem stability depends on nitrogen addition level[J]. *Science of the Total Environment*, 2018, 618: 1 529-1 538.
- [12] GONZALEZ A, LOREAU M. The causes and consequences of compensatory dynamics in ecological communities[J]. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2009, **40**(1): 393-414.
- [13] TILMAN D. Biodiversity: population versus ecosystem stability[J]. *Ecology*, 1996, **77**(2): 350-363.
- [14] KALYUZHNY M, SCHREIBER Y, CHOCRON R, *et al.* Temporal fluctuation scaling in populations and communities[J]. *Ecology*, 2014, **95**(6): 1 701-1 709.
- [15] WAYNE POLLEY H, WILSEY B J, DERNER J D. Dominant species constrain effects of species diversity on temporal variability in biomass production of tallgrass prairie[J]. *Oikos*, 2007, **116**(12): 2 044-2 052.
- [16] SMITH M D, KNAPP A K. Dominant species maintain ecosystem function with non-random species loss[J]. *Ecology Letters*, 2003, **6**(6): 509-517.
- [17] FOWLER M S, LAAKSO J, KAITALA V, *et al.* Species dynamics alter community diversity-biomass stability relationships[J]. *Ecology Letters*, 2012, **15**(12): 1 387-1 396.
- [18] 赵新宇, 李红红, 等. 云雾山国家级自然保护区典型草原生态系统价值评估[J]. *草地学报*, 2014, **22**(2): 217-223.
ZHAO X Y, LI H H, *et al.* Value assessment of typical steppe ecosystem in Yunwu Mountain National Nature Reserve[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2014, **22**(2): 217-223.
- [19] 朱仁斌, 程积民, 刘永进, 等. 宁夏云雾山自然保护区种子植物区系研究[J]. *草地学报*, 2012, **20**(3): 439-443.
ZHU R B, CHENG J M, LIU Y J, *et al.* Floristic study of spermatophyte in Yunwu Mountain Natural Reserves of China[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2012, **20**(3): 439-443.
- [20] QIU L P, WEI X R, ZHANG X C, *et al.* Ecosystem carbon and nitrogen accumulation after grazing exclusion in semiarid grassland[J]. *PLoS One*, 2013, **8**(1): e55433.
- [21] 赵洁, 李伟, 井光花, 等. 黄土区封育和放牧草地物种多样性和地上生物量对氮素添加的响应[J]. *草业学报*, 2017, **26**(8): 54-64.
ZHAO J, LI W, JING G H, *et al.* Responses of species diversity and aboveground biomass to nitrogen addition in fenced and grazed grassland on the Loess Plateau[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2017, **26**(8): 54-64.
- [22] TILMAN D, REICH P B, KNOPS J M H. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment[J]. *Nature*, 2006, **441**(7 093): 629-632.
- [23] ISBELL F I, POLLEY H W, WILSEY B J. Biodiversity, productivity and the temporal stability of productivity: Patterns and processes[J]. *Ecology Letters*, 2009, **12**(5): 443-451.
- [24] STEINER C F, LONG Z T, KRUMINS J A, *et al.* Temporal stability of aquatic food webs: Partitioning the effects of species diversity, species composition and enrichment[J]. *Ecology Letters*, 2005, **8**(8): 819-828.
- [25] PÉREZ-RAMOS I M, DÍAZ-DELGADO R, *et al.* Climate variability and community stability in Mediterranean shrublands: The role of functional diversity and soil environment[J]. *Journal of Ecology*, 2017, **105**(5): 1 335-1 346.
- [26] TILMAN D, LEHMAN C L, *et al.* E. Diversity-stability relationships: Statistical inevitability or ecological consequence? [J]. *The American Naturalist*, 1998, **151**(3): 277-282.
- [27] WILSEY B J, DANESHGAR P P, HOFMOCKEL K, *et al.* Invaded grassland communities have altered stability-maintenance mechanisms but equal stability compared to native communities[J]. *Ecology Letters*, 2014, **17**(1): 92-100.
- [28] VARGAS R S, BATAIOLLI R, DA COSTA P B, *et al.* Microbial quality of soil from the Pampa biome in response to different grazing pressures[J]. *Genetics and Molecular Biology*, 2015, **38**(2): 205-212.
- [29] PELLKOFER S, VAN DER HEIJDEN M G A, SCHMID B, *et al.* Soil communities promote temporal stability and species asynchrony in experimental grassland communities[J]. *PLoS One*, 2016, **11**(2): e0148015.
- [30] DOWNING A L, BROWN B L, LEIBOLD M A. Multiple diversity-stability mechanisms enhance population and community stability in aquatic food webs[J]. *Ecology*, 2014, **95**(1): 173-184.
- [31] 王海东, 张璐璐, 朱志红. 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[J]. *植物生态学报*, 2013, **37**(4): 279-295.
WANG H D, ZHANG L L, ZHU Z H. Effects of clipping and fertilizing on the relationships between species diversity and ecosystem functioning and mechanisms of community stability in alpine meadow[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2013, **37**(4): 279-295.
- [32] TILMAN D, DOWNING J A. Biodiversity and stability in grasslands[J]. *Nature*, 1994, **367**(6 461): 363-365.
- [33] HAUTIER Y, NIKLAUS P A, HECTOR A. Competition for light causes plant biodiversity loss after eutrophication[J]. *Science*, 2009, **324**(5 927): 636-638.
- [34] ZHANG Y H, FENG J C, *et al.* Nitrogen addition does not reduce the role of spatial asynchrony in stabilising grassland communities[J]. *Ecology Letters*, 2019, **22**(4): 563-571.
- [35] XUE Y F, ZONG N, *et al.* Influence of long-term enclosure and free grazing on soil microbial community structure and carbon metabolic diversity of alpine meadow. [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, **29**(8): 2 705-2 712.
- [36] MICHELI F, COTTINGHAM K L, *et al.* The dual nature of community variability[J]. *Oikos*, 1999, **85**(1): 161.
- [37] LEPSŠ J, MÁJEKOVÁ M, VÍTOVÁ A, *et al.* Stabilizing effects in temporal fluctuations: Management, traits, and species richness in high-diversity communities[J]. *Ecology*, 2018, **99**(2): 360-371.

(编辑:潘新社)